АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 60 (1975) № 9

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. В. Семерикова* и *Г. И. Суворова*

Сдано в набор 4/VI 1975 г. Подписано к печати 12/VIII 1975 г. Формат бумаги 70×108 1/16.
Печ. л. 10+4 вкл.(1/2 печ. л.)=14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.08. Тип. зак. 384.
М-29047. Тираж 2623.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 51.0001.2 : 581.9(571.66+571.663+571.642+571.645+524)

В. М. Шмидт

СРАВНЕНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОР ХОККАЙДО, САХАЛИНА, КАМЧАТКИ, КУРИЛЬСКИХ, КОМАНДОРСКИХ И АЛЕУТСКИХ ОСТРОВОВ

V. M. SHMIDT. THE COMPARISON OF SYSTEMATIC STRUCTURES OF FLORAS OF HOKKAIDO, SAKHALIN, KAMCHATKA, KURIL, COMMANDER AND ALEUTIAN ISLANDS

В настоящей работе автор посредством ранее разработанной биометрической методики производит сравнение систематической структуры ряда флор от Хоккайдо до Камчатки и Алеутских островов. Полученные данные позволяют уточнить положение некоторых фитогеографических границ в этом районе, которые до сих пор проводились без учета степени сходства систематической структуры флор.

Систематическая структура флор является одним из важнейших сравнительно-флористических показателей (Толмачев, 1970). Как уже отмечалось (Ребристая, Шмидт, 1972; Заки, Шмидт, 1972, 1973а, б; Шмидт, 1974а), этот показатель выгодно отличается от ряда других, используемых в сравнительной флористике признаков своей некоторой консервативностью, отражающей историческую общность формирования крупных флор. В частности, он менее других количественных показателей зависит от площади территории и от общего числа произрастающих на ней видов растений, что позволяет производить сравнение систематической структуры не вполне равноценных по своим размерам и степени изученности флор.

Задачей настоящей работы явилось сравнение структуры ведущих по числу видов семейств во флорах Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов. Как известно, эти флоры, расстояние между крайними из которых достаточно велико, относятся к разным фитогеографическим подразделениям, но граница между последними до сих пор точно не установлена. Выполнение нашей задачи в какой-то мере может способствовать уточнению положения некоторых фитогеографических рубежей.

Для сравнения систематической структуры перечисленных выше флор была использована ранее разработанная нами (Ребристая, Шмидт, 1972; Заки, Шмидт, 1972, 1973а, б) последовательность биометрического анализа исходного материала, состоящая в вычислении коэффициентов ранговой корреляции τ Кендэла (Kendall, 1938, 1948; Юл, Кендэл, 1960; Бернстейн, 1968; Ростова, Попова, 1971), построении дендрита по алгоритму Выханду (1964) и выделении корреляционных плеяд (Терентьев, 1959, 1960; Вельдре, 1964) флор по данному признаку. Указанная методика уже дала хорошие результаты при сравнении систематической структуры конкретных флор Большеземельской тундры (Ребристая, Шмидт, 1972), региональных и более мелких флор южного Средиземноморья (Заки, Шмидт, 1972, 1973а, б), а также флор Курильских островов (Шмидт, 1974б) и поэтому может считаться достаточно надежной.

Остановимся на источниках, из которых путем подсчета был извлечен необходимый для дальнейшей обработки исходный цифровой материал. Систематическая структура флор Курильских островов достаточно рас-

смотрена в другой нашей работе (Шмидт, 1974б), где приведена также подробная библиографическая справка. Для составления списка флоры Командорских островов послужили исследования В. Н. Васильева (1957), В. Н. Ворошилова (1966), К. Д. Степановой и Г. А. Белой (1969). По флоре Камчатки за основу была взята работа В. Л. Комарова (1951). Что касается флоры Сахалина, то имеющуюся сводку Сугавары (Sugawara, 1937—1940), насчитывающую 1167 видов, А. И. Толмачев (1959) считал неполной (особенно в отношении северной части острова), полагая, что число видов должно превышать 1300. Однако в новом «Определителе высших растений Сахалина и Курильских островов» (1974) для Сахалина приводится 1190 видов — цифра, которой мы и придерживаемся в данной работе. К сожалению, имеющиеся данные не позволяют произвести с нужной точностью подсчеты по северной и южной частям Сахалина в отдельности.

Результаты выявления систематической структуры перечисленных флор включены в сравнительные таблицы и в последующий биометрический анализ без дальнейших пояснений. Но систематическая структура флор Хоккайдо и Алеутских островов требует более подробного предварительного рассмотрения.

Наиболее полной флористической сводкой по Хоккайдо является работа Кудо (Kudo, 1925), охватывающая также и южные Курилы. За вычетом последних, на Хоккайдо произрастает 1595 видов сосудистых растений, причем имеется возможность произвести подсчеты и сравнить систематическую структуру флор пяти районов этого острова, состоящих каждый из 1—3 провинций (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Количество видов (%) и места, занимаемые ведущими семействами во флорах Хоккайдо

Семейства	Хоккайдо в целом		Районы									
			1		2		3		4		5	
			провинции									
			Осима, Сирибеси		Ибури, Хидака		Исикари, Тесио		Токати, Кусиро, Немуро		Китами	
	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место
Cyperaceae	8.7	1	7.9	1	9.0	1	8.1	1	9.2	1	8.2	1
Gramineae	7.2	2	6.6	3	7.3	2	6.6	3	7.4	2	6.7	3
Compositae	7.1	3	6.8	2	6.6	3	7.2	2	6.9	3	7.1	2
Rosaceae	4.6	4	4.8	4	5.2	4	4.7	4	5.4	4	4.8	4
Polypodiaceae s. l.	4.1	5	4.0	6	4.4	5	4.5	5	3.6	7	4.1	6
Liliaceae	4.0	6	4.1	5	3.7	6	3.9	6	3.7	6	4.7	5
Orchidaceae	3.8	7	3.8	7	3.2	7	3.8	7	4.1	5	—	(12)
Ranunculaceae	3.5	8	3.2	8	3.2	8	3.3	8	3.6	8	3.8	7
Cruciferae	3.0	9	2.5	10	—	(11)	2.3	10	—	(12)	3.1	9
Umbelliferae	2.4	10	—	(11)	2.9	9	2.6	9	2.9	9	3.1	8
Labiatae	—	(11)	2.5	9	2.7	10	—	(11)	—	(11)	—	(11)
Caryophyllaceae	—	(12)	—	(12)	—	(12)	—	(12)	2.5	10	3.0	10
Всего видов	1595		1141		1015		1166		829		703	

Как видно, флоры районов Хоккайдо довольно единообразны: 7 семейств из 12 входят в ведущую десятку во всех районах. При этом 1-е место везде принадлежит сем. *Cyperaceae*, а 4-е сем. *Rosaceae*. Семейства *Compositae* и *Gramineae* занимают 2—3-е места. Роль сем. *Orchidaceae* заметно ниже в районе Китами. Удельный вес семейств *Umbelliferae* и *Caryophyllaceae* повышается, а сем. *Labiatae*, наоборот, понижается в направлении с юга на север.

Расчет коэффициентов ранговой корреляции τ, по данным табл. 1, дал следующие результаты (индексы при коэффициентах означают номера

пар сравниваемых районов): $\tau_{12}=0.88$, $\tau_{13}=0.88$, $\tau_{14}=0.79$, $\tau_{15}=0.73$, $\tau_{23}=0.94$, $\tau_{24}=0.85$, $\tau_{25}=0.73$, $\tau_{34}=0.79$, $\tau_{35}=0.79$ и $\tau_{45}=0.70$.

Ошибка репрезентативности этих коэффициентов, рассчитанная по известной формуле

$$m_{\tau}=\frac{2(2n+5)}{9n(n-1)}=\frac{2(2\cdot 12+5)}{9\cdot 12\cdot 11}=0.22,$$

свидетельствует, казалось бы, о недостоверном различии 5 флор Хоккайдо по признаку систематической структуры. Прав, однако, Л. И. Малышев (1973), заметивший, что в рассматриваемой ситуации коэффициенты ранговой корреляции не имеют ошибки репрезентативности. Дело заключается в том, что при анализе систематических структур последние сами выступают в роли генеральных совокупностей, параметры которых не могут иметь ошибки. Действительно, ранг (место) семейств по числу видов (родов) во флорах фиксирован и не подвержен изменчивости в обычном смысле этого слова. Если же нет изменчивости — нет и ошибки репрезентативности: показатель определен однозначно.

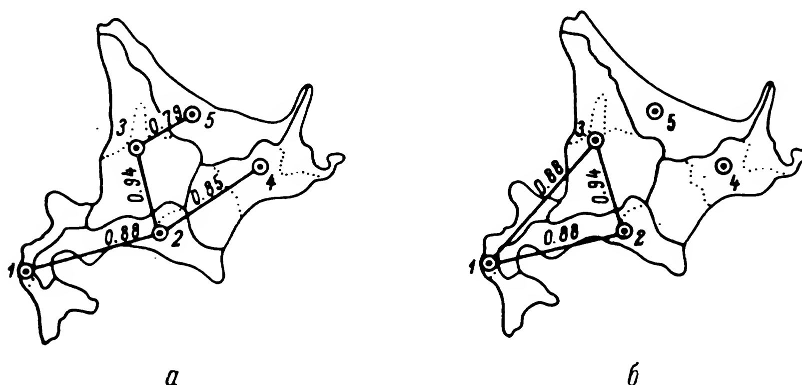


Рис. 1. Дендрит (*а*) и корреляционная плеяда (*б*), отражающие степень сходства систематической структуры флор 5 районов Хоккайдо.

Нумерация районов дана в соответствии с табл. 1. Здесь и на последующих рисунках цифры у линий означают величину коэффициента τ. *Пунктирными линиями* обозначены границы административных провинций.

Если бы мы брали из состава всей флоры 10 семейств наугад, то коэффициент τ имел бы, естественно, свою ошибку. Но мы берем направленно первые 10 (или иное число) семейств. В таких условиях коэффициент ранговой корреляции уподобляется коэффициентам сходства Жаккара, Сёренсена-Чекановского и других авторов, которые также не имеют ошибки репрезентативности (Василевич, 1969 : 157).

Поэтому мы имеем полное право доверять полученным значениям τ, строить на их основе дендриты и выделять корреляционные плеяды.

Из рис. 1 видно, что по признаку систематической структуры наиболее обособлена флора Китами, а наиболее сходны между собой 1, 2 и 3 (особенно 2 и 3) районы Хоккайдо.

Обратимся к флоре Алеутских островов. Сводка Хультена (Hultén, 1960), по нашим, почти совпадающим с авторскими подсчетам, содержит 440 видов. Работа Хультена позволяет произвести подсчет по 4 группам Алеутских островов, что и отражено в табл. 2. Во всех флорах 1-е и 2-е места занимают соответственно семейства *Gramineae* и *Compositae*. Кроме них, в первую десятку везде входят семейства *Cyperaceae*, *Cruciferae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae* и *Ranunculaceae*. В направлении с востока на запад возрастает роль семейств *Juncaceae* и *Saxifragaceae*, а роль семейств *Orchidaceae* и *Polypodiaceae* в том же направлении уменьшается. Расчет коэффициентов ранговой корреляции, по данным табл. 2, показал следующее: $\tau_{12}=0.64$, $\tau_{13}=0.79$, $\tau_{14}=0.64$, $\tau_{23}=0.67$, $\tau_{24}=0.58$, $\tau_{34}=0.67$. Постро-

ТАБЛИЦА 2

Количество видов (%) и места, занимаемые ведущими семействами во флорах Алеутских островов

Семейства	Алеутские острова в целом		Группы островов							
			1		2		3		4	
			Ближние		Крысьи		Андреяновские		Лисьи	
	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место
Gramineae	11.6	1	10.9	1	9.4	1	14.2	1	11.6	1
Compositae	10.2	2	8.2	2	8.8	2	6.6	2	8.4	2
Cyperaceae	6.6	3	5.5	3	6.5	4	6.2	3	6.8	3
Cruciferae	5.0	4	5.5	4	3.5	8	5.3	4	5.0	5
Caryophyllaceae	5.0	5	5.5	5	5.3	6	5.3	6	5.5	4
Rosaceae	4.3	6	4.7	6	7.1	3	4.4	8	3.9	8
Ranunculaceae	4.1	7	4.7	7	5.9	5	5.3	5	4.5	6
Scrophulariaceae	3.9	8	3.5	10	—	(12)	4.0	10	3.9	9
Saxifragaceae	3.9	9	—	(12)	—	(11)	—	(12)	4.2	7
Orchidaceae	3.4	10	4.3	9	3.5	9	—	(11)	—	(11)
Polypodiaceae s. l.	—	(11)	4.3	8	3.5	10	4.0	9	—	(12)
Juncaceae	—	(12)	—	(11)	4.7	7	4.9	7	3.7	10
Всего видов:	440		256		170		226		380	

енные на базе этих коэффициентов дендрит и корреляционная плеяда показаны на рис. 2. Как видно, наибольшим сходством систематической структу-

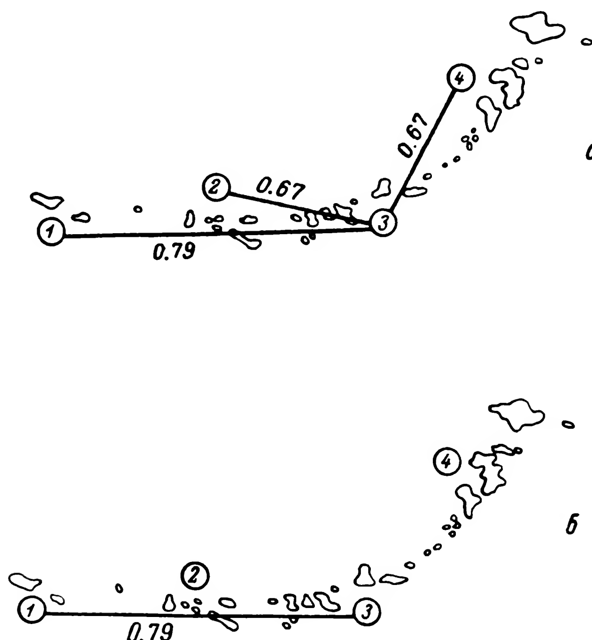


Рис. 2. Дендрит (*а*) и корреляционная плеяда (*б*), отражающие степень сходства систематической структуры флор 4 групп Алеутских островов.

Нумерация флор дана в соответствии с табл. 2.

ры обладают флоры Ближних и Андреяновских островов, тогда как Крысьи и Лисьи острова в этом отношении не только более обособлены, но одновременно и наименее сходны друг с другом из всех групп Алеутских островов.

ТАБЛИЦА 3

Количество видов (%) и места, занимаемые ведущими семействами в 15 изученных флорах

Семейства	Хоккайдо										Курильские острова						Сахалин		Камчатка		Командорские острова		Алеутские острова							
	Осима, Сирибеси		Ибури, Хидака		Исикари, Тесио		Токати, Кусиро, Немуро		Китами		Южные		Средние		Северные								Ближние		Крысьи		Андреяновские		Лисьи	
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13		14		15	
	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место	%	место
Cyperaceae	7.9	1	9.0	1	8.1	1	9.2	1	8.2	1	8.5	1	10.5	1	9.2	2	7.8	3	10.3	1	8.3	3	5.5	3	6.5	4	6.2	3	6.8	3
Compositae	6.8	2	6.6	3	7.2	2	6.9	3	7.1	2	8.1	2	6.9	3	8.9	3	10.7	1	9.2	3	10.8	1	8.2	2	8.8	2	6.6	2	8.4	2
Gramineae	6.6	3	7.3	2	6.6	3	7.4	2	6.7	3	7.5	3	9.0	2	11.1	1	9.1	2	9.3	2	10.3	2	10.9	1	9.4	1	14.2	1	11.6	1
Rosaceae	4.8	4	5.2	4	4.7	4	5.4	4	4.8	4	5.2	4	4.7	4	4.6	4	4.6	4	4.5	5	5.2	5	4.7	6	7.1	3	4.4	8	3.9	8
Liliaceae	4.1	5	3.7	6	3.9	6	3.7	6	4.7	5	3.7	7	3.6	8	3.5	9	3.3	9	—	(17)	—	(17)	—	(13)	—	(14)	—	(14)	—	(18)
Polypodiaceae s. l.	4.0	6	4.4	5	4.5	5	3.6	7	4.1	6	4.1	5	—	(14)	—	(13)	3.4	8	—	(15)	3.0	10	4.3	8	3.5	10	4.0	9	—	(13)
Orchidaceae	3.8	7	3.2	7	3.8	7	4.1	5	—	(13)	3.8	6	3.6	9	—	(15)	—	(12)	—	(14)	—	(14)	4.3	9	3.5	9	—	(11)	—	(11)
Ranunculaceae	3.2	8	3.2	8	3.3	8	3.6	8	3.8	7	3.0	8	—	(12)	4.3	5	4.5	5	5.0	4	5.8	4	4.7	7	5.9	5	5.3	5	4.5	6
Labiatae	2.5	9	2.7	10	—	(12)	—	(12)	—	(11)	—	(11)	—	(19)	—	(19)	—	(16)	—	(19)	—	(19)	—	(19)	—	(19)	—	(19)	—	(19)
Cruciferae	2.5	10	—	(12)	2.3	10	—	(15)	3.1	9	—	(17)	—	(15)	—	(11)	3.5	6	4.1	7	4.5	6	5.5	4	3.5	8	5.3	4	5.0	5
Polygonaceae	—	(11)	—	(11)	—	(11)	—	(11)	—	(12)	2.6	10	—	(17)	—	(18)	3.3	10	—	(11)	—	(16)	—	(16)	—	(18)	—	(18)	—	(12)
Umbelliferae	—	(12)	2.9	9	2.6	9	2.9	9	3.1	8	2.8	9	—	(11)	—	(16)	—	(15)	—	(18)	—	(15)	—	(15)	—	(15)	—	(16)	—	(16)
Scrophulariaceae	—	(13)	—	(13)	—	(15)	—	(14)	—	(14)	—	(13)	—	(13)	4.1	8	—	(11)	3.0	9	3.0	9	3.5	10	—	(13)	4.0	10	3.9	9
Leguminosae	—	(14)	—	(14)	—	(13)	—	(16)	—	(15)	—	(14)	4.0	6	3.2	10	—	(13)	2.8	10	—	(18)	—	(17)	—	(16)	—	(15)	—	(17)
Ericaceae	—	(15)	—	(15)	—	(16)	—	(13)	—	(16)	—	(16)	2.9	10	—	(12)	—	(17)	—	(16)	3.5	8	—	(14)	—	(12)	—	(13)	—	(15)
Caryophyllaceae	—	(16)	—	(16)	—	(14)	2.5	(10)	3.0	10	—	(12)	4.0	7	4.3	6	3.5	7	4.3	6	4.3	7	5.5	5	5.3	6	5.3	6	5.5	4
Saxifragaceae	—	(17)	—	(19)	—	(19)	—	(19)	—	(18)	—	(19)	—	(16)	—	(14)	—	(18)	—	(12)	—	(11)	—	(12)	—	(11)	—	(12)	4.2	7
Juncaceae	—	(18)	—	(18)	—	(17)	—	(18)	—	(17)	—	(15)	4.3	5	4.3	7	—	(19)	—	(13)	—	(12)	—	(11)	4.7	7	4.9	7	3.7	10
Salicaceae	—	(19)	—	(17)	—	(18)	—	(17)	—	(19)	—	(18)	—	(18)	—	(17)	—	(14)	3.1	8	—	(13)	—	(18)	—	(17)	—	(17)	—	(14)
Всего видов:	1141		1015		1166		829		703		928		277		370		1190		828		401		256		170		226		380	

Приступим теперь к сравнению систематической структуры 15 флор: пяти районов Хоккайдо, Сахалина, трех групп Курильских и четырех групп Алеутских островов, Камчатки и Командорских островов. Исходные данные приведены в табл. 3.

Только 4 семейства — *Cyperaceae*, *Compositae*, *Gramineae* и *Rosaceae* — из 19 попадают в десятку ведущих во всех 15 флорах. При этом сем. *Cyperaceae* занимает 1-е место в южных, а сем. *Gramineae* — в северных флорах, тогда как сем. *Compositae* чаще всего остается на 2-м месте. Сем. *Rosaceae* занимает 4-е место во всех флорах Хоккайдо, Сахалина и Курильских островов, но к северу его роль несколько уменьшается. Во всех флорах, кроме средних Курил, в первую десятку входит сем. *Ranunculaceae*. Сем. *Liliaceae* севернее Сахалина и северных Курил резко отступает на задний план. В южных флорах выше удельный вес семейств *Umbelliferae*, *Labiatae*, *Orchidaceae* и *Polypodiaceae* s. l., а в северных — семейств *Cruciferae*, *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae*, *Juncaceae* и *Saxifragaceae*.

По данным табл. 3 были рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции τ, которые и сведены в матрицу (табл. 4). Полученный на основе этой матрицы дендрит изображен на рис. 3. На уровне минимальной в дендрите связи ($\tau \geqslant 0.61$) путем восстановления по табл. 4 всех недостающих связей может быть получена общая для 15 флор корреляционная плеяда. При постепенном повышении уровня связи в дендрите естественная последовательность отщепления флор и плеяд оказывается следующей. При первом же таком повышении ($\tau \geqslant 0.62$) общая плеяда распадается на 2 дочерних (рис. 4, *а*): южную (флоры Хоккайдо, южных Курил и Сахалина) и северную (все остальные флоры). На уровне $\tau \geqslant 0.71$ от южной плеяды отщепляется наименее связанная с ней по признаку систематической структуры флора Сахалина, а от северной — средние Курильские острова. При $\tau \geqslant 0.72$ (рис. 4, *б*) от северной плеяды отпадает Камчатка, а при $\tau \geqslant 0.74$ — северные Курилы, Командорские и Лисьи острова. На уровне $\tau \geqslant 0.86$ в составе северной плеяды остаются только флоры Ближних и Андреяновских островов, а от южной плеяды отщепляется наиболее специфический для Хоккайдо по структуре своей флоры район Китами. На уровне $\tau \geqslant 0.88$ происходит окончательный распад северной плеяды, а из состава южной выпадают южные Курилы и 4-й район Хоккайдо. При $\tau \geqslant 0.91$ от нее отщепляется и 1-й район, а распад последней и наиболее сильной связи между 2-м и 3-м районами Хоккайдо наступает при $\tau \geqslant 0.92$.

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты ранговой корреляции τ Кендэла, показывающие степень сходства систематической структуры изученных флор

Номера флор	А для 15 флор в соответствии с их нумерацией в табл. 3														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Б для 12 флор в соответствии с их нумерацией в табл. 5: 1		0.90	0.87	0.75	0.82	0.79	0.35	0.35	0.63	0.24	0.31	0.40	0.31	0.30	0.21
2	0.91		0.91	0.84	0.80	0.85	0.36	0.33	0.61	0.25	0.28	0.42	0.32	0.31	0.17
3	0.87	0.90		0.81	0.85	0.87	0.43	0.38	0.66	0.28	0.35	0.46	0.37	0.36	0.22
4	0.74	0.79	0.78		0.78	0.87	0.45	0.38	0.59	0.30	0.32	0.44	0.42	0.33	0.24
5	0.78	0.78	0.82	0.75		0.77	0.39	0.44	0.70	0.31	0.38	0.50	0.40	0.39	0.25
6	0.63	0.69	0.71	0.75	0.62		0.44	0.42	0.58	0.26	0.29	0.43	0.38	0.32	0.21
7	0.72	0.78	0.72	0.75	0.65	0.68		0.70	0.35	0.38	0.38	0.47	0.54	0.46	0.35
8	0.60	0.63	0.59	0.63	0.53	0.59	0.71		0.53	0.59	0.66	0.66	0.73	0.72	0.53
9	0.52	0.57	0.53	0.66	0.53	0.59	0.62	0.76		0.57	0.57	0.61	0.52	0.56	0.49
10	0.25	0.28	0.32	0.37	0.24	0.38	0.42	0.59	0.62		0.63	0.51	0.58	0.59	0.71
11	0.49	0.52	0.53	0.66	0.50	0.50	0.59	0.68	0.82	0.68		0.72	0.72	0.73	0.73
12	0.60	0.57	0.67	0.54	0.71	0.59	0.41	0.50	0.53	0.29	0.44		0.81	0.87	0.73
13														0.85	0.68
14															0.72

В проведенном анализе следует подчеркнуть некоторые моменты. Наиболее резкая грань в систематической структуре изученных флор проходит между южными и средними Курильскими островами, благодаря чему и выделяются две крупные (южная и северная) плеяды. Связь между этими плеядами осуществляется не между смежными южными и средними Курилами, а в направлении Китами—Сахалин—Ближние Алеутские острова. Костяк северной плеяды составляют флоры Ближних, Крысьих и Андреяновских Алеутских островов, но сама эта плеяда по своей крепости значительно уступает южной (среднее арифметическое из внутриплеядных коэффициентов корреляции $\tau_{ср}=0.63$ против $\tau_{ср}=0.74$ для южной плеяды).

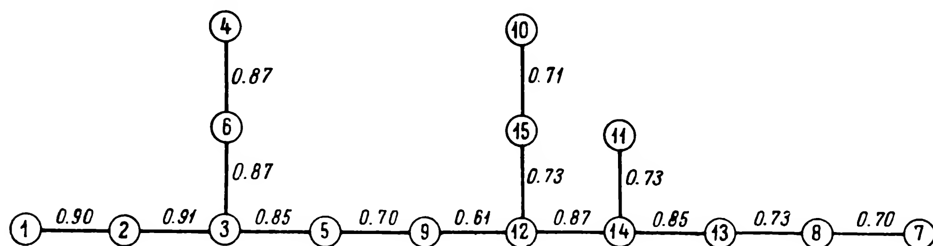


Рис. 3. Дендрит, показывающий степень максимального сходства систематической структуры 15 изученных флор.

Нумерация флор дана в соответствии с табл. 3.

Это означает, что южная плеяда состоит из более сходных в среднем по систематической структуре флор и является более гомогенной по данному признаку, чем северная.

Как показывают наши данные, структура флоры южных Курил более, нежели структура флоры Сахалина, тяготеет к Хоккайдо. Однако острова, входящие в состав южных Курил, достаточно различны по структуре своих флор. Более того, самый северный из них — Уруп — по рассматриваемому признаку ближе к средним, чем к остальным южным островам (Шмидт, 1974б). Указанные соотношения побуждают провести более детальный анализ степени сходства систематической структуры флор пяти районов Хоккайдо, Сахалина, четырех южных и двух средних Курильских островов (табл. 5). Рассчитанные коэффициенты ранговой корреляции сведены в табл. 4, а полученные затем дендрит и корреляционные плеяды изображены на рис. 5.

При повышении уровня связи в дендрите прежде всего отщепляется наиболее обособленная по своей структуре флора Симушира. На уровне $\tau \geqslant 0.72$ вычленяется Сахалин и выделяются две плеяды: 1) Итуруп, Уруп, Кетои и 2) пять районов Хоккайдо, Шикотан, Кунашир. В дальнейшем от первой плеяды отпадает Итуруп (следовательно, сходство структуры флор Урупа и Кетои является более сильным), а от второй плеяды сначала отщепляется Шикотан, а уже затем — Кунашир, обнаруживающий наибольшее сходство с районами Хоккайдо по рассматриваемому признаку.

Обсудим полученные нами результаты в свете имеющихся данных о фитогеографических соотношениях в исследуемом районе земного шара. Японские ботаники Кудо (Kudo, 1925) и Татеваки (Tatewaki, 1933) проводили между островами Итурупом и Урупом «линию Миябе», символизирующую границу между умеренной Восточно-Азиатской и Субарктической провинциями Энглера. Подчеркивая японские черты флоры южных Курил, Кудо писал, что в ботаническом отношении они представляют собою еще один район Хоккайдо. Татеваки разделил южные Курилы на два подрайона, к одному из которых он отнес Кунашир, а к другому — Шикотан и Итуруп. Уруп, по этому автору, относится к другому, среднему району Курильских островов.

Хультен (Hultén, 1933) проводил границу между Японской и Камчатской флористическими провинциями по северному пределу распространения *Sasa kurilensis*, доходящего до о. Кетои (средние Курилы).

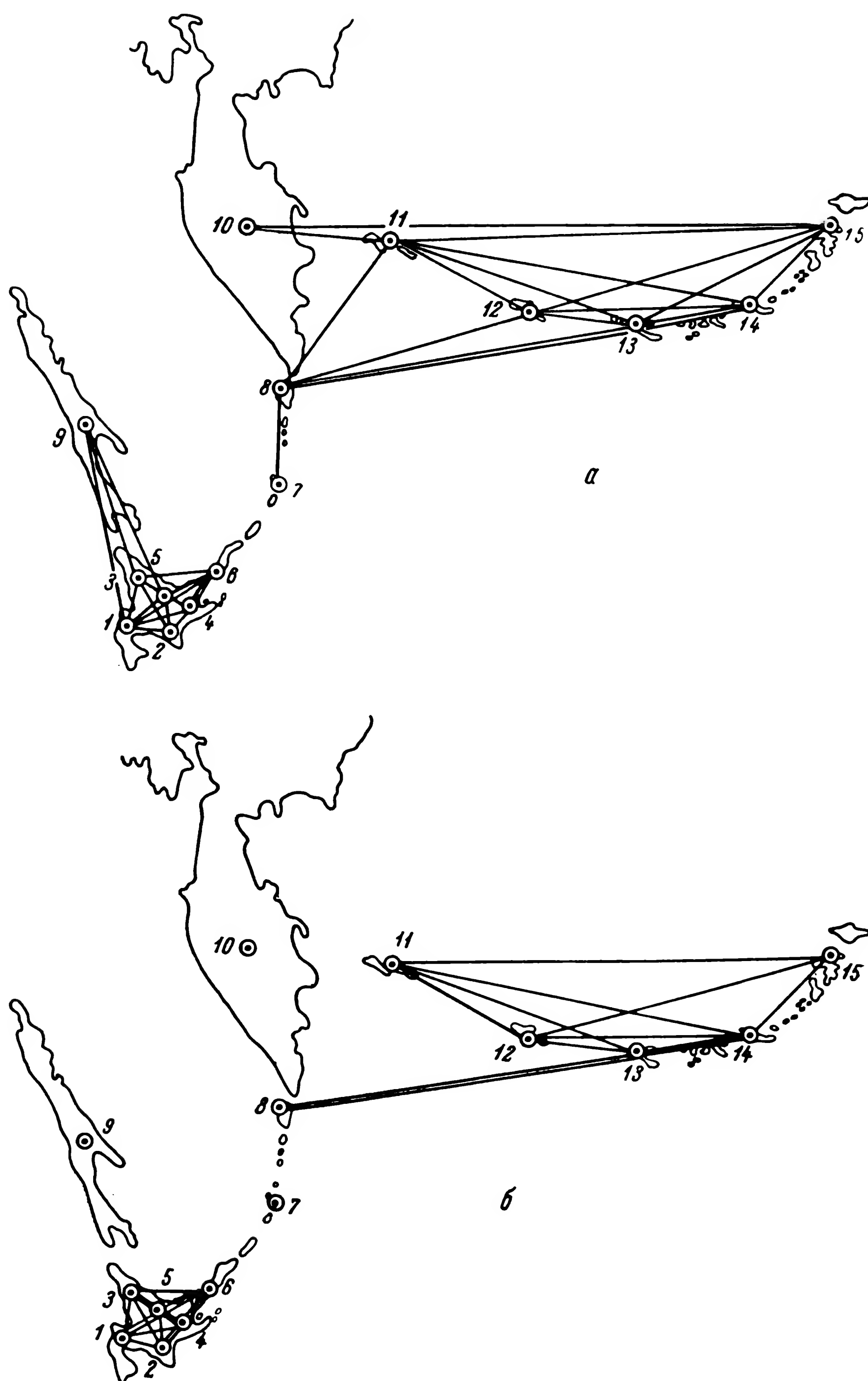


Рис. 4. Корреляционные плеяды на уровнях связи $\tau \geqslant 0.62$ (*а*) и $\tau \geqslant 0.72$ (*б*), показывающие степень сходства систематической структуры 15 изученных флор.

Нумерация флор дана в соответствии с табл. 3.

ТАБЛИЦА 5

Места, занимаемые ведущими по числу видов семействами во флорах Хоккайдо, южных и средних Курильских островов и Сахалина

Семейства	Хоккайдо					Южные Курилы				Средние Курилы		
	Осима, Сирибеси	Ибури, Хидака	Исикари, Тесио	Токати, Кусиро, Немуро	Китами	Шикотан	Кунашир	Итуруп	Уруп	Симушир	Кетои	Сахалин
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Cyperaceae	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	3
Compositae	2	3	2	3	2	3	3	1	3	3	3	1
Gramineae	3	2	3	2	3	2	2	2	1	1	1	2
Rosaceae	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Liliaceae	5	6	6	6	5	10	5	5	5	5	5	9
Polypodiaceae s. l.	6	5	5	7	6	5	6	9	(11)	(16)	(12)	8
Orchidaceae	7	7	7	5	(13)	6	7	6	7	9	7	(12)
Ranunculaceae	8	8	8	8	7	7	9	7	6	(12)	8	5
Labiatae	9	10	(12)	(12)	(11)	(14)	10	(15)	(17)	(17)	(17)	(15)
Cruciferae	10	(12)	10	(15)	9	(16)	(17)	(17)	(16)	(14)	(14)	6
Polygonaceae	(11)	(11)	(11)	(11)	(12)	9	(15)	(16)	(14)	(15)	(16)	10
Umbelliferae	(12)	9	9	9	8	(11)	8	(11)	(12)	(13)	9	(14)
Scrophulariaceae	(13)	(13)	(15)	(14)	(14)	(15)	(11)	10	8	(11)	(11)	(11)
Leguminosae	(14)	(14)	(13)	(16)	(15)	(12)	(13)	8	(13)	6	(15)	(13)
Ericaceae	(15)	(15)	(16)	(13)	(16)	(17)	(16)	(12)	9	8	6	(16)
Caryophyllaceae	(16)	(16)	(14)	10	10	8	(14)	(13)	10	10	10	7
Juncaceae	(17)	(17)	(17)	(17)	(17)	(13)	(12)	(14)	(15)	7	(13)	(17)

Примечание. Количество видов (%) в ведущих семействах флоры Курильских островов приведено в другой работе (Шмидт, 1974б).

Д. П. Воробьев (1948) сдвигал эту границу южнее, проводя ее между островами Чирпоевым и Урупом, мотивируя это тем, что Уруп является наиболее северным островом, на котором курильский бамбук еще играет заметную ценотическую роль, образуя сплошные заросли, а также тем, что севернее Урупа наблюдается исчезновение или угнетение многих японских элементов флоры.

А. И. Толмачев (1959) отнес бо́льшую южную часть Сахалина (до 51°30′ с. ш.), Хоккайдо и южные Курилы к Сахалино-Хоккайдскому округу Восточно-азиатской флористической провинции, причем северную границу этого округа установил, как и Хультен, по соответствующему пределу ареала рода *Sasa* в районе Кетои или Расшуа.

Воробьев (1963) выделил южные Курилы и южный Сахалин в Курильско-Сахалинский округ Японско-Корейской океанической провинции, причем южные Курилы вместе с провинциями Немуро и Кусиро на Хоккайдо составили особый район этого округа.

Наконец, нелишне указать, что Е. М. Лавренко, В. С. Говорухин и И. И. Пузанов (1952) отнесли средние и северные Курилы, Камчатку, Командорские и Алеутские острова к Северотихоокеанской луговой подобласти, а южные Курилы, Сахалин, северную и среднюю части Хоккайдо к Евразиатской лесной подобласти.

Несмотря на расхождения в деталях, все приведенные выше высказывания ряда исследователей сходятся в одном: где-то на рубеже средних и южных Курил проходит важная фитогеографическая граница. Произведенное нами биометрическое сравнение систематической структуры ряда флор полностью подтверждает это положение. Как уже отмечалось, 15 изученных флор отчетливо распались по данному признаку на 2 плеяды, в одну из которых вошли 5 районов Хоккайдо, южные Курилы и Сахалин, а в другую — средние и северные Курилы, Камчатка, Командорские и Алеутские острова.

Но наш дальнейший анализ позволяет уточнить положение упомянутой выше фитогеографической границы путем учета нового, до сих пор не применявшегося в этом районе признака систематической структуры флор. По этому признаку флоры Итурупа и Урупа ближе к флорам средних Курил (особенно к флоре Кетои), а Кунашир и Шикотан тяготеют к восточной части Хоккайдо. Следовательно, по признаку систематической структуры линия раздела проходит еще южнее, чем «линия Миябе» японских ботаников, а именно — между Кунаширом и Итурупом.

Можно отметить и другие детали. По своей структуре флора Кунашира ближе всего ко 2-му району Хоккайдо (провинции Ибури и Хидака), а флора Шикотана — к 4-му району Хоккайдо (Токати, Кусиро, Немуро). При этом степень сходства структуры флор Кунашира и Шикотана сравнительно невысока и во всяком случае значительно ниже сходства этих ост-

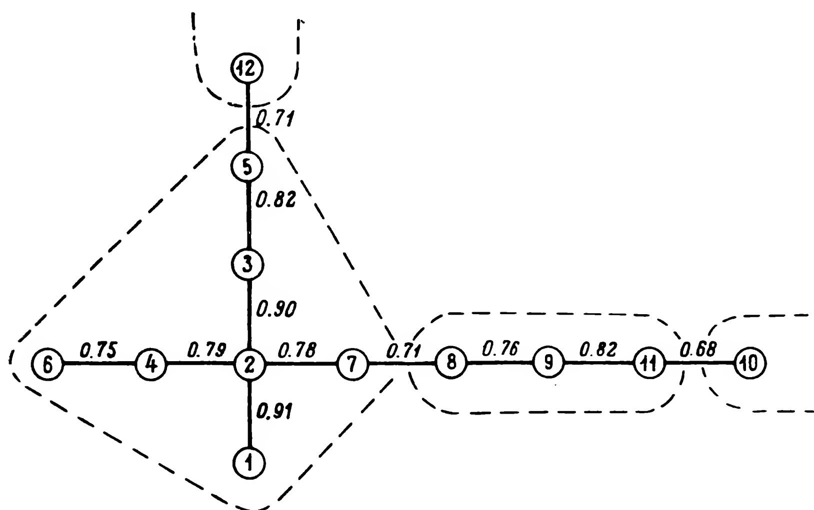


Рис. 5. Дендрит и корреляционные плеяды (*штриховые линии*), показывающие степень сходства систематической структуры 12 изученных флор.

ровов с упомянутыми районами Хоккайдо. Вероятно, это обстоятельство может служить указанием на известную автономность развития флор Большой и Малой Курильских гряд.

Что касается систематической структуры флоры Сахалина, то она обнаруживает наибольшее сходство со структурой флор северо-западных районов Хоккайдо (Исикари, Тесио, но особенно с Китами), тогда как сходство флоры Сахалина с южными Курилами по этому признаку значительно слабее. Напомним, что речь идет о флоре Сахалина в целом. Если бы удалось изучить структуру флоры южной части острова, то она вне всякого сомнения обнаружила бы еще более сильную связь с упомянутыми районами Хоккайдо.

Обратимся теперь к соотношениям, характерным для флор северной части района нашего исследования.

Энглер и Гильг (Engler, Gilg, 1919) выделили Алеутские острова вместе с северными Курилами и юго-западной частью Камчатки в особую провинцию. Хультен (Hultén, 1960) по этому поводу заметил, что нет никаких причин отделять юго-запад Камчатки от остальной ее части и подчеркнул принадлежность Алеутских островов к той же провинции, к которой относится вся Камчатка. По В. Н. Васильеву (1957), сюда же надо относить и Командорские острова.

Действительно, флора Командорских островов имеет больше общих видов с Камчаткой, нежели с Алеутами. На этом основании Васильев и сближает первые две флоры. Однако, по нашим данным, систематическая структура флоры Командорских островов оказалась гораздо более сходной со структурой флоры Алеутских островов. Расхождение этих выводов

не должно восприниматься как противоречие, ибо они основаны на изучении двух разных флористических признаков: степени сходства видового состава и степени сходства систематической структуры. Вопрос в том, какому из них отдать предпочтение при фитогеографическом районировании? Здесь уместно напомнить два обстоятельства: сильную вторичную обедненность флоры Командорских островов, которая может сильнее отражаться на видовом составе, чем на систематической структуре, и древнюю геологическую связь Командорских островов с Алеутами, гораздо более тесную, чем с Камчаткой. Заметим также, что Татеваки (1963) считает Командорские и Алеутские острова (так называемый архипелаг «Хультения») обособленной растительной областью субарктической зоны. Учитывая сказанное, мы склонны считать связь флоры Командорских островов с Алеутскими более тесной, нежели с Камчаткой.

Принимая во внимание изложенные выше взгляды ряда исследователей, основанные главным образом на степени сходства видового состава, и вводя поправки на изученную нами степень сходства систематической структуры флор, нам представляется возможным предложить следующую схему фитогеографического деления исследованного района:

I. Камчатская провинция Бореальной флористической области.

Районы:

1. Камчатский (Камчатка, северная часть Сахалина, северные Курилы);
2. Командоро-Алеутский (Командорские и Алеутские острова);
3. Среднекурильский (средние Курилы, Уруп, Итуруп).

II. Хоккайдская провинция Восточно-Азиатской флористической области.

Районы:

1. Сахалино-Хоккайдский (южная часть Сахалина, северо-западная часть Хоккайдо, т. е. провинции Исикари, Тесио и Китами),
2. Курило-Хоккайдский (Кунашир, Шикотан и восточная часть Хоккайдо, т. е. провинции Токати, Кусиро, Немуро, Ибури и Хидака).

Южная часть Хоккайдо — провинции Осима и Сирибеси, тяготеющая и по составу и по структуре флоры к о. Хонсю, по-видимому, должна быть выделена вместе с этим островом в еще один, Хоккайдо-Хонсюйский район Хоккайдской флористической провинции.

ЛИТЕРАТУРА

Бернстейн А. (1968). Справочник статистических решений. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Васильев В. Н. (1957). Флора и палеогеография Командорских островов. — Вельдре С. Р. (1964). О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки Phrynocephalus mystaceus (Pallas, 1776). В кн.: Применение математических методов в биологии, 3. — Воробьев Д. П. (1948). О флоре Курильских островов. В кн.: Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока, 1. — Воробьев Д. П. (1963). Растительность Курильских островов. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Выхандy Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В кн.: Применение математических методов в биологии, 3. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1972). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. Вестн. ЛГУ, 9. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1973а). О систематической структуре флор стран южного Средиземноморья. II. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор. Вестн. ЛГУ, 9. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1973б). О систематической структуре флор южного Средиземноморья. III. Сравнение структуры флор отдельных районов. Вестн. ЛГУ, 21. — Комаров В. Л. (1951). Флора полуострова Камчатки. — Лавренко Е. М., В. С. Говорухин, И. И. Пузанов. (1952). Голарктическая область. БСЭ, 11. — Малышев Л. И. (1973). Флористическое районирование на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. (1974). — Ребристая О. В., В. М. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Ростова Н. С., Н. Н. Попова. (1971). Применение непараметрических методов анализа корреляции в ботанических исследованиях. В кн.: Количественные методы анализа растительности, 2. — Степанова К. Д., Г. А. Белая. (1969). К флоре и растительности Командорских островов. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, 9. — Те-

рентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии, 1. — Толмачев А. И. (1959). О флоре острова Сахалина. Комаровск. чтения, XII. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Шмидт В. М. (1974а). Количественные показатели в сравнительной флористике. Бот. ж., 59, 7. — Шмидт В. М. (1974б). Количественная характеристика флоры Курильских островов. Вестн. ЛГУ, 15. — Юл Д. Э., М. Д. Кендэл. (1960). Теория статистики. — Engler A., E. Gilg. (1919). Syllabus der Pflanzenfamilien, 8 Aufl. — Hultén E. (1933). Studies on the origin and distribution of flora in the Kurile Islands. Bot. Notiser, — Hultén E. (1960). Flora of the Aleutian Islands and westernmost Alaska Peninsula with notes on the flora of Commander Islands, 2-d ed. — Kendall M. G. (1938). A new measure of rank correlation. Biometrika, 30. — Kendall M. G. (1948). Rank correlation methods. — Kudo Y. (1925). The Vegetation of Yezo. Japan. J. Bot., 2, 4. — Sugawara S. (1937—1940). Illustrated Flora of Saghalien, I—IV. — Tatewaki M. (1933). The phytogeography of the Middle Kuriles. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 29, 5. — Tatewaki M. (1963). Hultenia. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 53, 2.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 14 I 1974.

SUMMARY

The article presents a comparison of the systematic structure of floras of Hokkaido Sakhalin, Kamchatka, Kuril, Commander and Aleutian Islands, made using the biometrical method, elaborated earlier (Ребристая, Шмидт, 1972; Заки, Шмидт, 1972 1973а, б). In this way the degrees of similarities of floras have been revealed.

It has been found that the sharpest border in the floristic structure passes between the southern and the middle Kuril Islands, but, while the islands Kunashir and Shikotan in their systematic floral structure are most similar to Hokkaido, the islands Iturup and Urup in this respect are more isolated. Floral structure of Commander Islands was found to be nearer to Aleutian Islands, than to Kamchatka.

On the basis of undertaken analysis a revised scheme of phytogeographical division of the studied territory is being proposed.

УДК 51.0001.2 : 634.948

В. С. Ипатов, Т. Н. Тархова

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ЭФФЕКТОВ В РАЗМЕЩЕНИИ ДЕРЕВЬЕВ ПО ТЕРРИТОРИИ

V. S. IPATOV, T. N. TARCHOVA. QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE COENOTIC EFFECT IN TREES' DISTRIBUTION ON THE TERRITORY

В одновидовых древостоях сосны, ели и березы разного класса возраста изучался характер размещения деревьев по территории и влияние ценотических факторов на изменение их размещения. Использован анализ кривых распределения наименьших расстояний между деревьями. На всех участках обнаружено групповое размещение деревьев. Выявлено существенное влияние ценотического фактора на размещение, которое проявляется: 1) в том, что с возрастом становится более равномерным размещение древостоя и 2) в перестройке групп деревьев.

Уже длительное время наблюдается устойчивый интерес исследователей к изучению рисунка размещения растений вообще и характера размещения деревьев в лесу в частности. И это понятно: в размещении растений выражается одна из сторон строения ценозов; размещение же деревьев в лесу может во многом определять строение и структуру лесного фитоценоза в целом.

Существуют два основных способа получения исходных данных для анализа характера размещения растений. Первый заключается в подсчете числа особей данного вида на учетной площадке или числа особей, ближайших к случайной точке. При втором способе измеряются расстояния между соседями. Эти исходные данные, представленные в виде эмпирических распределений, сравниваются с теоретическими случайными распределениями. Естественно, что в первом случае теоретическими моделями служат дискретные распределения, а во втором должны использоваться распределения непрерывных признаков (кривые Пирсона). Несоответствие эмпирических распределений теоретическим служит указанием на неслучайный характер размещения растений.

Многочисленные публикации (они весьма полно отражены в сводках Грейг-Смита, 1967; Василевича, 1969) определенно свидетельствуют, что в природе хотя и наблюдается случайное размещение растений, но преобладает групповое, контагиозное. Это относится и к травянистым, и к древесным растениям.

В последние годы ряд исследователей установили групповое размещение деревьев в разных условиях: в горах и на равнине, в подросте и во взрослых древостоях (Макаренко, 1965; Плотников, 1968; 1970; Проскуряков, 1971, 1972, 1973; Георгиевский, 1972; Злобин, 1972; Ипатов, 1974). И тем не менее справедливо мнение Ю. А. Злобина (1972), что пока недостаточно материлов для утверждения, что это явление универсально. Имеются лесоводческие работы (Патацкас, 1964, 1967; Жирин, 1970), в которых не обнаружены отклонения от случайного размещения деревьев (в работах А. И. Патацкаса имеются в виду так называемые однородные насаждения).

При изучении размещения растений по территории в настоящее время представляют интерес ответы на три вопроса: 1) каков характер размеще-

ния растений (групповое, случайное), 2) в случае группового размещения, какие первоначальные причины его вызывают (особенности распространения зачатков, факторы абиотической среды и т. п.), 3) какова роль ценотических процессов (конкуренции, дифференциации, самоизреживания) в изменении рисунка размещения.

В настоящей работе нас интересовали первый и третий вопросы. Материал собирался в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях. Объектами изучения служили одновидовые древостои сосны, ели и березы разного возраста и бонитета. Для анализа использовались наименьшие расстояния между соседними деревьями. Были выбраны участки, относительно однородные по условиям среды и без признаков нарушения древостоя человеком. Размеры участков определялись минимальным числом расстояний между ближайшими деревьями, достаточным для количественного анализа (не менее 150 расстояний). Материал собирался следующим образом. От исходного дерева на границе участка измерялось расстояние до ближайшего дерева в полукруге, соответствующем выбранной стороне света (С, Ю, З, В). Таким же путем уже от этого дерева находилось расстояние до ближайшего к нему дерева и т. д. — до противоположной границы участка. Далее, от нового исходного дерева измерения велись в обратном направлении. Измерение расстояний между одними и теми же деревьями исключалось. Для того чтобы получить данные о влиянии ценотических процессов на размещение деревьев, необходимо провести учет наименьших расстояний на разных стадиях этих процессов, в разном возрасте древостоя на одном и том же участке. С этой целью измерения на участках, где сохранился сухостой, проводились в два приема. В первой серии измерений учитывались все деревья, влючая сухие, во второй — определялись наименьшие расстояния только между живыми деревьями. Таким образом, в нашем распоряжении оказались сведения о размещении деревьев на одном и том же участке с разрывом во времени примерно в 10—15 лет.

Наиболее существенными параметрами размещения деревьев, на которые, как можно ожидать, влияют ценотические факторы, являются: среднее наименьшее расстояние между деревьями, варьирование наименьших расстояний (неравномерность размещения), рисунок размещения (случайное, групповое; в случае группового размещения можно ожидать изменения числа и размера групп).

Увеличение равномерности размещения деревьев с возрастом древостоя. Каков бы ни был исходный рисунок размещения деревьев, всегда наблюдается определенная неравномерность размещения, выражающаяся в варьировании наименьших расстояний между деревьями. В соответствии с этим плотность наложения фитогенных полей (Уранов, 1965) в разных точках участка неодинакова. Естественно, что в зонах наибольшей плотности фитогенных полей интенсивность конкуренции выше, быстрее идут дифференциация деревьев и самоизреживание. В итоге в целом на участке должно происходить некоторое уменьшение неравномерности размещения. По мере роста деревьев увеличиваются и размеры фитогенных полей деревьев, в результате чего могут появляться новые зоны наиболее острых конкурентных взаимоотношений, которые обусловливают гибель части деревьев, что вновь приводит к уменьшению неравномерности размещения. Рост деревьев и их фитогенных полей не беспределен, поэтому на завершающих этапах развития древостоя иссякает источник интенсивной конкуренции и процесс выравнивания расстояний затухает. При этом не может быть полного выравнивания, т. е. регулярного размещения, так как размер фитогенных полей зависит, по-видимому, от размеров особей, варьирование которых значительно выше в перестойных древостоях, поэтому остается и источник варьирования расстояний между деревьями. Таким образом, можно ожидать, что с увеличением возраста древостоя одновременно с увеличением расстояний между деревьями размещение их становится более равномерным.

Неравномерность размещения в принятом здесь понимании совпадает с варьированием расстояний. Численно ее можно выразить коэффициентом вариации ($v=s/\bar{x}$, где s — среднее квадратическое отклонение, $\bar{x}$ — среднее арифметическое). Очевидно, чем меньше коэффициент вариации, тем равномернее размещены по территории деревья.

Все данные (число учтенных растений, среднее арифметическое, коэффициент вариации) по исследованным участкам представлены в табл. 1. Сравнение коэффициентов вариации для каждого участка в отдельности по строкам «все деревья» и «живые» дает возможность судить об изменении размещения деревьев во времени.[1]

ТАБЛИЦА 1

Изменение наименьших расстояний между деревьями с увеличением возраста древостоя

Древостой участков: состав, бонитет, сомкнутость	Класс возраста	Учтены деревья	n	$\bar{x}$	v
Сосняки					
10С, II, 0.9	I	Все	252	39	52
		Живые	271	57	53
10С, I, 0.8	II	Все	384	102	56
		Живые	183	145	52
10С, I—II, 0.8	II	Все	500	64	68
		Живые	150	134	55
10С, I—II, 0.6	II	Все	191	85	64
		Живые	42	177	36
10С, I, 0.8	III	Все	476	68	65
		Живые	244	94	58
10С, II, 0.4	IV	Все	264	183	50
		Живые	167	205	45
10С, III, 0.8	III	Все	468	94	51
		Живые	220	155	44
10С+Б+Ос, II	V	Все	398	161	54
		Живые	208	183	46
Ельники					
10Е+Б+Ос, I, 0.8	III	Все	629	157	53
		Живые	141	191	38
10Е+С+Б, IV, 0.7	III	Все	326	158	61
		Живые	124	205	48
8Е2Б+С, II—III, 0.9	IV	Все	411	84	51
		Живые	144	150	47
8Е2Б+Ос+С, III, 0.8	VI	Все	226	134	53
		Живые	114	125	55
10Е+С+Б, III, 0.7	VI	Все	199	166	61
		Живые	155	175	58
10Е+С+Б+Ос, III, 0.7	VI	Все	227	190	57
		Живые	181	194	57

Примечание. n — число измерений, $\bar{x}$ — среднее наименьшее расстояние (см), v — коэффициент вариации (%).

---

[1] Практически все кривые распределения растений (рис. 1—7) отличаются от нормальных кривых, поэтому коэффициентам вариации нельзя приписывать все свойства, присущие им в случае нормальных распределений. Но, поскольку сравнение коэффициентов вариации проводится нами в пределах одного участка и кривые распределения в каждом случае однотипны, нам представляется правомерным использование этих коэффициентов.

Полученные результаты указывают на четкую тенденцию: с увеличением возраста древостоя коэффициент вариации уменьшается. Правда, в ельниках, имеющих VI класс возраста, исключение из учета сухих деревьев практически не меняет значения коэффициента. Но это легко объяснимо: сухих деревьев на участке было мало, поэтому исключение их почти не сказывается на значении коэффициента вариации. В итоге мы вправе сделать вывод, что с возрастом размещение деревьев становится более равномерным. Из этого следует, что и напряженность взаимовлияний между деревьями выравнивается в той части, которая зависит от неравномерности размещения деревьев.

Групповое размещение деревьев. Увеличение равномерности размещения деревьев с возрастом древостоя в результате конкуренции и самоизреживания — это лишь общая тенденция изменения размещения деревьев. Теперь рассмотрим другую сторону явления — характер размещения деревьев по территории (размещаются ли деревья группами или случайно) и какие изменения в характере размещения происходят с увеличением возраста древостоя. Рабочие гипотезы о характере размещения деревьев могут быть разделены на две группы: относящиеся к первым этапам формирования древостоя (до начала процесса самоизреживания) и к стадиям, когда этот процесс уже идет.

Естественно допустить, что в процессе возобновления древесных пород действует множество факторов, положительно и отрицательно влияющих на осуществление конкретного события — появление всходов древесной породы в данной точке. Такой процесс является стохастическим, и размещение всходов и подроста по территории оказывается случайным. Вместе с тем нельзя исключать и причины, определяющие повышенную вероятность появления всходов (бо́льшую их плотность) на ограниченных участках (деятельность животных, неоднородность среды — микрорельеф, скопление всходов под материнским деревом и т. п.). Очевидно, в этих случаях возникает групповое размещение. Ниже будет показано, что даже в культуре, когда задано регулярное расположение саженцев, появляется возможность возникновения группового размещения. На более поздних стадиях развития древостоя, когда в результате конкуренции хотя бы часть деревьев погибает, первоначальный рисунок размещения может измениться. Правда, при случайной гибели деревьев исходный характер размещения не изменится. В действительности дело обстоит иначе. Интенсивность конкуренции, дифференциации и самоизреживания, как уже говорилось, больше там, где гуще стоят деревья. И при групповом, и при случайном размещении существуют зоны с повышенной плотностью. Процесс самоизреживания в группах деревьев или в зонах большей густоты при их случайном размещении должен опережать этот процесс в местах разреженного расположения деревьев. Следовательно, общий характер размещения должен изменяться. Но сформулировать вполне определенный прогноз о том, каким образом изменится размещение, трудно.

Мы допускаем две возможности. При исходном групповом размещении: 1) первоначальные группы исчезают, и оставшиеся деревья образуют новые группы, бо́льшие по размеру (занимают бо́льшую площадь); 2) размещение деревьев постепенно приближается к случайному. При исходном случайном размещении в результате разрежения зон с высокой плотностью: 1) формируется новое случайное размещение; 2) формируются группы деревьев в зонах, где первоначальная плотность была невысокой.

Наименьшее расстояние при случайном размещении деревьев на данной пробной площади обусловлено одной определенной вероятностью осуществления элементарного события (здесь это — вероятность появления расстояния вообще) или одним законом изменения вероятности с изменением значения расстояния, например, при увеличении его. Поэтому кривая распределения наименьших расстояний должна подчиниться закономерности одной из «случайных» кривых Пирсона, т. е. существенно не отличаться от нее.

При групповом размещении наименьшие расстояния должны быть разных типов: 1) внутригрупповые расстояния, 2) расстояния между деревьями разных групп. Если имеются группы деревьев, наличие которых обусловлено несколькими разными причинами, характеризующимися различным типом расстояний, то, естественно, и число типов расстояния будет бо́льшим. В пределах каждого типа распределение наименьших расстояний носит случайный характер и подчиняется закономерности одного из распределений Пирсона. Суммарное же распределение наименьших расстояний (всей совокупности наименьших расстояний на данном участке) при групповом размещении деревьев, естественно, должно отличаться от любого «случайного» распределения Пирсона: кривая распределения будет иметь деформации, т. е. несколько пиков, изломов и т. д.

Таким образом, задача сводится к анализу кривых распределений наименьших расстояний: к установлению сходства или различия эмпирической кривой и модельной (теоретической) кривой случайного распределения. Но нас интересует не различие вообще, а наличие, число и место деформаций на эмпирической кривой. Для этой цели нами использован метод «отношений частот», подробно изложенный в статьях В. С. Ипатова (1968, 1969, 1970). Применение этого метода кратко покажем на примере березняка луговиково-черничного с сомкнутостью крон 0.7—0.8, имеющего возраст 33 года. В этом древостое, несомненно, имеет место групповое размещение берез вследствие вегетативного размножения. Группы берез отчетливо обнаруживаются и визуально. На рис. 1 изображена кривая распределения наименьших расстояний. Расчет специального критерия (Митропольский, 1971) показал, что если бы это эмпирическое распределение подчинялось закономерностям случайного распределения, то ему соответствовала бы одна из кривых распределения Пирсона типа I. При анализе уравнения этой кривой было выявлено, что ряд отношений каждой предыдущей частоты к каждой последующей монотонно возрастает (отметим, что и для всех остальных кривых распределения, анализируемых ниже, теоретические кривые имеют такую же закономерность). Ниже оси абсцисс приведены отношения каждой предыдущей к каждой последующей частоте (f_i/f_{i+1}). После отношения $f_3/f_4=1.77$ следует $f_4/f_5=0.96$, поэтому здесь возможна деформация. Проверим, не является ли это отклонение от «нормы» случайным. Примем за нулевую гипотезу (H_0) предположение, что

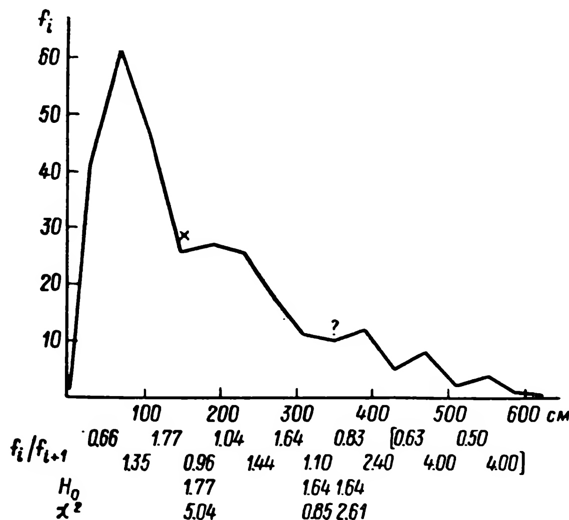


Рис. 1. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Березняк луговиково-черничный; $n=299$.

По оси абсцисс — наименьшее расстояние, *по оси ординат* — частоты.

отношение f_4/f_5 не отличается существенно от теоретического отношения $r=1.77$. Для этого применим критерий $\chi^2=(f_i-f_{i+1}\cdot r)^2/r\ (f_i-f_{i+1})$ при числе степеней свободы $d.\ f.=1$. Значение хи-квадрат оказалось равным 5.06, что превышает значение хи-квадрат 3.84, соответствующее уровню значимости 0.05. Отбрасывая нулевую гипотезу, принимаем единственно возможную альтернативу — отношение f_4/f_5 существенно отличается (меньше) от отношения f_3/f_4. Тем самым мы получили указание, что в этом месте кривой распределения с достаточно высокой вероятностью можно подозревать деформацию (на рисунке отмечена крестиком). Кривая распределения является сложной, образована минимум двумя случайными распределениями. Расстояния левее деформации являются по преимуществу расстояниями между березами, входящими в группы. Следует отметить, что проверку наличия деформации можно было бы проводить, сравнивая два ряда эмпирических частот (Урбах, 1964), $f_3 : f_4$ и $f_4 : f_5$. Тогда мы пришли бы к сохранению нулевой гипотезы о равенстве этих отношений. Сопоставление же последующих отношений с $f_3 : f_4$ (они также численно меньше f_3/f_4) привело бы нас к заключению о деформации, но в виде постоянства отношений частот.

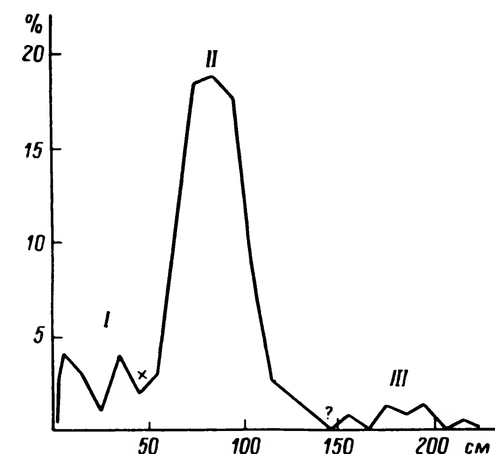


Рис. 2. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Культура сосны 7 лет; $n=239$.

I, II, III — типы расстояний. Здесь и на рис. 3—7 *по оси абсцисс* — наименьшее расстояние, *по оси ординат* — частоты в процентах (f_i/n), × и ? — деформации.

Рассматривая далее ряд f_i/f_{i+1}, мы обнаруживаем, что отношение $f_8/f_9=1.10$ и $f_9/f_{10}=0.83$ меньше $f_7/f_8=1.64$. Проверка с помощью критерия хи-квадрат приводит нас к сохранению в силе нулевой гипотезы о равенстве каждого из двух отношений $r=1.64$. Следовательно, мы не можем говорить здесь о деформации в виде уменьшения отношений частот. Но тот факт, что трижды подряд отношения существенно не отличаются друг от друга, позволяет подозревать и здесь деформацию в форме постоянства отношений, что отражено на рисунке вопросительным знаком. Вывод о деформации в этой форме менее надежен, так как, во-первых, оставление в силе нулевой гипотезы не является доказательством ее правильности и, во-вторых, даже у теоретической кривой на отдельных ее участках в принципе соседние отношения могут столь незначительно отличаться друг от друга, что проверка критерием хи-квадрат не обнаружит их различия. Остальные отклонения от «нормы» проверять не имеет смысла, так как теоретические частоты оказываются слишком малыми (меньше 5).

Конечные результаты такого анализа кривых распределения наименьших расстояний по всем участкам представлены на рис. 2—7. На всех рисунках приняты одинаковые обозначения: по оси абсцисс указано наименьшее расстояние, по оси ординат — частоты в процентах (f_i/n, %), крестиком отмечены деформации, выявленные в виде уменьшения отношений частот, вопросительным знаком — деформации в виде постоянства отношений.

Рассмотрим прежде всего распределение наименьших расстояний в молодой культуре сосны (рис. 2, табл. 2). Это насаждение создано путем посадки трехлетних саженцев рядами. Деревья едва сомкнулись кронами в рядах, процесс дифференциации только начинается и самоизреживание не наблюдается. Кривая распределения наименьших расстояний имеет одну четкую деформацию, а одна деформация только намечается. В соответствии с этим расстояния разбиваются на 3 типа: I — расстояния между

сближенными саженцами (при посадке по ошибке, а иногда намеренно высаживаются в одно место по 2—3 саженца: вместе с хилыми — здоровый), II — «нормальные» расстояния и III — расстояния, образовавшиеся в результате гибели поврежденных саженцев. Разные причины возникновения этих расстояний привели к тому, что здесь имеются в сущности три разных распределения расстояний, которые в сумме и образовали деформированную кривую распределения. Очевидно, что имеются две категории саженцев — сближенные при посадке саженцы и группы с «нормальными» расстояниями между саженцами. Но, вообще говоря, можно считать группой третьего типа саженцы, между которыми оказались «выпады» (группы с третьим типом расстояний). При этом крайние в группах деревья входят одновременно в несколько групп. Попытаемся количественно охарактеризовать выявленные типы групп деревьев. Будем считать значение расстояния, которому соответствует деформация, пограничным между соседними типами расстояний. Тогда в рассматриваемом случае этими значениями являются точки, соответствующие 35 и 130 см; следовательно, зона кривой, относящаяся к I типу расстояний — до 35 см, ко II типу — от 36 до 130 см, к III типу — свыше 131 см. Такое разделение приблизительно и условно, так как точное положение деформации на кривой установить невозможно, а главное в действительности распределения расстояний каждого типа перекрываются, поэтому одинаковые значения расстояний могут относится к двум разным типам. Исходные фактические данные представляют собой ряд цифр — результат последовательного измерения расстояний. Используя пограничные значения, разбиваем этот ряд на группы, например:

ТАБЛИЦА 2

Количественная характеристика групп деревьев по расстоянию между деревьями. Культура сосны 7 лет

Типы групп	Встречаемость, %	Средние		
		число расстояний	расстояние, см	размер групп, см
I	31	1.1	18	21
II	53	4.7	91	424
III	16	1.0	176	176

ТАБЛИЦА 3

Количественная характеристика групп деревьев (типов расстояний) по расстоянию между деревьями. Синузии подроста. Ель

№ участка	Типы групп	Встречаемость, %	Средние		
			число расстояний	расстояние, см	размер групп, см
3	I	48	2.9	40	116
	II	52	1.8	95	171
4	I	48	2.0	53	104
	II	50	1.6	128	208
	«окна»	2	2.0	234	467
5	I	48	4.3	55	236
	II	44	1.4	147	211
	«окна»	8	1.6	243	382
6	I	41	1.8	43	78
	II	45	2.1	104	216
	III	14	1.1	184	200
7	I	31	1.2	16	20
	II	45	2.5	48	120
	III	23	1.2	90	108
	«окна»	1	1.0	120	120

45, 37, 83, 81, 70	149	90, 75, 85	10	52, 82, 74, 69	138, 160 и т. д.
II	III	II	I	II	III

Каждая группа расстояний приблизительно характеризует группу деревьев одного их трех типов. Теперь нетрудно подсчитать для каждого типа групп относительную встречаемость (в %), среднее число расстояний в типе, средний размер группы. Все эти данные приведены в табл. 2.

Несмотря на то что полученная средняя характеристика групп приблизительна, она неплохо отражает реальную картину. Чаще всего наблюдаются группы с «нормальным» расстоянием между саженцами, по числу расстояний они также преобладают, поэтому такие группы в основном и образуют насаждение на участке. Среднее число расстояний в груп-

пах I типа немногим больше единицы, а среднее расстояние мало (не больше ширины лопаты), что подтверждает высказанное предположение об образовании их за счет саженцев; расстояния III типа представлены лишь по одному в группе и в среднем кратны «нормальным» расстояниям (в 2 раза больше их). Из этого следует, что они образовались действительно в результате гибели отдельных саженцев.

Размещение деревьев в синузиях подроста (рис. 3, табл. 3) регулируется многими факторами — особенностями их размножения, неоднородностью среды, деятельностью животных и т. п., которые могут обусловить как групповое, так и случайное размещение. В рассматриваемых синузиях самоизреживание еще не началось (кроме одного участка), поэтому размещение можно считать первичным. На участках 3, 4 и 5 выявлено по одной

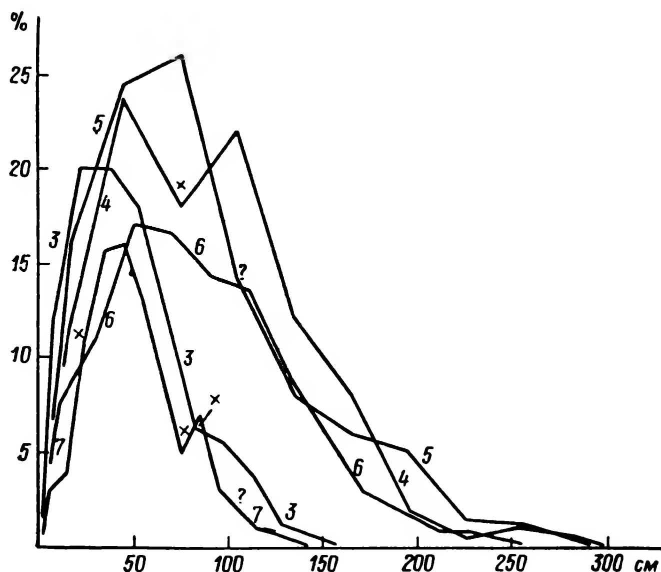


Рис. 3. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями в синузиях подроста.

Кривые для участков *3—7*.
3 — сосняк с березой чернично-зеленомошный; I ярус: 5С5Б, сомкнутость 0.3—0.4; II ярус: 10Е, сомкнутость 0.9, возраст I; n=521.
4, 5 — березняк со вторым ярусом ели костянично-вейниковый; I ярус: 10Б+С, сомкнутость 0.6; II ярус: 10Е, сомкнутость 0.7, возраст II; n_4=205; n_5=260.
6 — сосняк рамишиево-кисличный; I ярус: 10С, сомкнутость 0.8; II ярус: 10Е, сомкнутость 0.9, возраст II; n=308.
7 — сосняк рамишиево-кисличный; I ярус: 10С, сомкнутость 0.8; II ярус: 10Е, сомкнутость 0.9, возраст II; n=301.

деформации у кривых распределения, поэтому они расчленяются на две зоны, соответствующие двум типам расстояний. При измерении на участках 4 и 5 несколько раз отмечались большие разрывы между пятнами подроста «окна», что нашло свое отражение в табл. 3. На участке 6 не обнаружено ни одной деформации. Все же отношения частот между значениями расстояний 50, 70, 90 и 110 см различаются очень незначительно, поэтому можно подозревать и на этом участке групповое размещение особей, но на основе фактических данных мы должны сделать вывод о случайном размещении. Кривая распределения расстояний на участке 7 деформирована трижды, причем две деформации выявляются вполне надежно, третья же в области наибольших значений расстояния менее достоверна, так как обнаруживается в виде постоянства отношений, к тому же здесь малы частоты. Таким образом, имеются 4 типа расстояний, которые, возможно, соответствуют группам с большой и малой густотой стояния, межгрупповым расстояниям и «окнам». Не исключено и иное толкование. Допустим, какая-либо причина обусловливает групповое (пятнистое) размещение подроста. Пятна могут частично перекрываться друг другом. В зонах перекрытия расстояния

между соседями будут меньшими, чем в пятнах. Если это перекрытие наблюдается достаточно часто, то оно вызовет дополнительную деформацию кривой распределения. В результате образуется 3 типа расстояний: в зонах перекрытия пятен, в группах (пятнах) и между группами; четвертый тип расстояний соответствует «окнам». В целом рассматриваемые материалы приводят к выводу, что на первых этапах формирования древостоя в естественных насаждениях и в культуре может быть как групповое размещение деревьев, так и случайное (реже).

Из приведенных на рис. 4 (табл. 4) данных о размещении деревьев в молодых насаждениях 20—40-летнего возраста следует, что кривые распределения имеют по 2—3 деформации, значит, имеется 3—4 типа расстояний. В исследованных насаждениях деревья размещены группами.

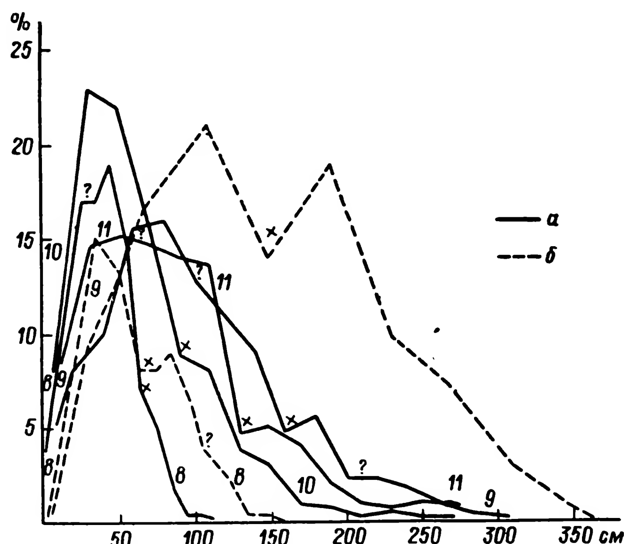


Рис. 4. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Молодые насаждения.

Кривые для участков *8—11*.
8 — сосняк костянично-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.9—1.0, бонитет II, возраст I; $n_1=252$, $n_2=271$.
9 — сосняк рамишиево-кисличный; 10С, сомкнутость 0.8, бонитет I, возраст II; $n_1=384$, $n_2=183$.
10 — сосняк лишайниково-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.6, бонитет I—II, возраст II; $n=500$.
11 — сосняк бруснично-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.6, бонитет I—II, возраст II; $n=191$.
а — все деревья, *б* — живые деревья.

По-видимому, и здесь, как и в синузиях подроста, имеются группы с разной густотой размещения деревьев. Но интерес представляет другой вопрос: что меняют в размещении конкуренция и самоизреживание? Частичный ответ можно получить, проследив за изменением размещения деревьев с увеличением возраста древостоя, после элиминации части деревьев. На рис. 4 и в табл. 4 приведены результаты обработки таких данных по двум участкам (№№ 8 и 9). При сравнении распределения расстояний между всеми деревьями и только между живыми деревьями обнаруживается, что деформации с увеличением возраста древостоя сдвигаются в сторону бо́льших расстояний (рис. 4). Среднее наименьшее расстояние в группах одного и того же типа с возрастом увеличивается (табл. 4). Сам по себе этот факт может отражать только изреживание групп. Но увеличивается с возрастом и средний размер групп: это уже позволяет думать, что с возрастом происходит перестройка размещения, образуются новые группы деревьев. Среднее расстояние в старшем возрасте приближается или превышает средний размер группы того же типа, но в более молодом возрасте. Такие соотношения могут возникать из-за того, что самоизреживание

наиболее интенсивно идет в группах деревьев, и первоначальные группы исчезают, новые же возникают на месте зон относительно разреженного стояния деревьев.

Такие же закономерности наблюдаются **в средневозрастных, приспевающих и спелых насаждениях** (рис. 5—7, табл. 5 и 6). В насаждениях всех возрастов наблюдается групповое размещение деревьев. Кривые распределения имеют по одной-две достоверно выявленных деформации, поэтому на участках можно выделить по 2—3 типа расстояний. Обращает на себя внимание одна общая для всех кривых особенность: в зоне наибольших значений расстояния наблюдается своеобразный «хвост» —

ТАБЛИЦА 4

Количественная характеристика групп деревьев (типов расстояний) по расстоянию между деревьями. Молодые насаждения. Сосна

№ участка	Учтены деревья	Типы групп	Встречаемость, %	Средние: число расстояний	расстояние, см	размер групп, см
8	Все	I	42	1.7	23	38
		II	41	1.7	50	83
		III	17	1.1	81	84
	Живые	I	49	2.8	38	111
		II	40	1.5	88	123
		III	11	1.1	121	133
9	Все	I	41	2.2	62	138
		II	35	1.4	127	173
		III	14	1.1	182	204
		«Окна»	10	1.0	250	250
	Живые	I	50	2.0	86	169
		II	50	1.9	217	401
10	Все	I	50	4.7	45	212
		II	50	1.4	129	185
11	Все	I	43	2.2	44	98
		II	41	1.4	107	154
		III	16	1.6	187	298

ТАБЛИЦА 5

Количественная характеристика групп деревьев (типов расстояний) по расстоянию между деревьями. Средневозрастные насаждения. Сосна

№ участка	Учтены деревья	Группы	Встречаемость, %	Средние: число расстояний	расстояние, см	размер групп, см
12	Все	I	41	2.8	40	112
		II	33	1.3	88	116
		III	26	1.3	149	191
	Живые	I	46	2.4	5.9	138
		II	43	1.5	137	202
		III	11	1.1	223	238
13	Все	I	45	2.5	65	163
		II	45	1.4	131	185
		III	10	1.0	223	232
	Живые	I	48	2.4	108	260
		II	46	1.8	211	388
		«Окна»	6	1.0	343	343

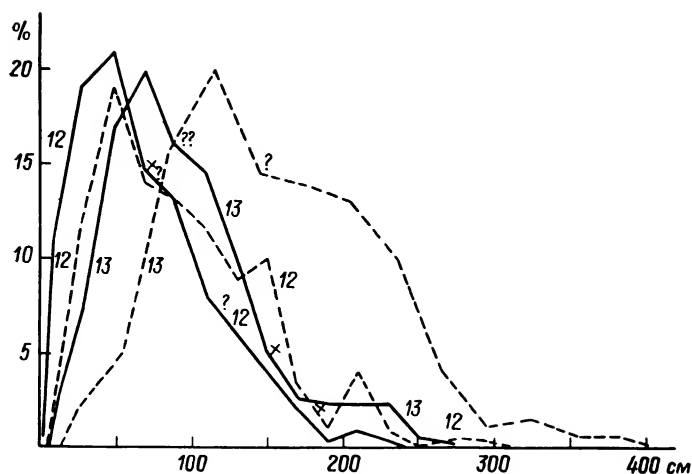


Рис. 5. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Средневозрастные насаждения.

Кривые для участков *12* и *13*.
12 — сосняк бруснично-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.8, бонитет I, возраст III; $n_1=476$, $n_2=244$.
13 — сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный; 10С, сомкнутость. 0.8, бонитет III, возраст III; $n_1=468$, $n_2=220$.

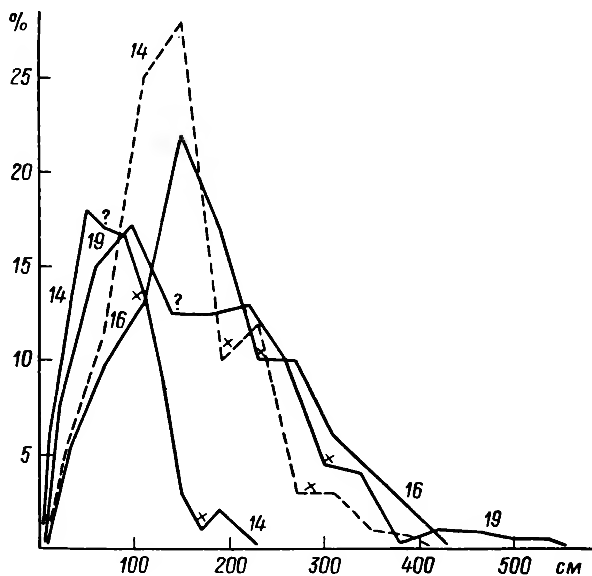


Рис. 6. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Приспевающие и спелые насаждения.

Кривые для участков *14*, *16* и *19*. Обозначения те же, что на рис. 2 и 4.
14 — ельник мертвопокровный (чернично-зеленомошный); 8Е2Б+С, сомкнутость 0.9, бонитет II—III, возраст IV; $n_1=411$, $n_2=144$.
16 — сосняк чернично-зеленомошный; 10С+Б+Ос, сомкнутость 0.8, бонитет II, возраст V; $n=398$.
19 — ельник чернично-зеленомошный; 10Е+С+Б, сомкнутость 0.7, бонитет III, возраст VI; $n=200$.

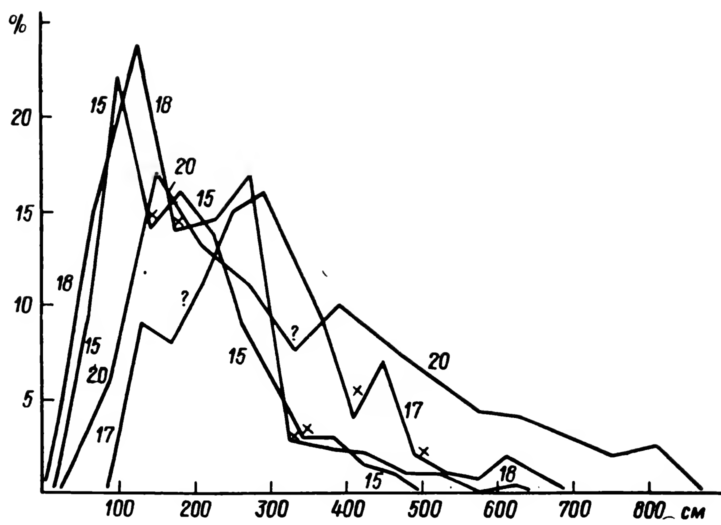


Рис. 7. Анализ распределения наименьших расстояний между деревьями. Приспевающие и спелые насаждения.

Кривые для участков *15*, *17*, *18* и *20*.
Обозначения те же, что на рис. 2 и 4.
15 — сосняк бруснично-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.4, бонитет II, возраст IV; n=264.
17 — сосняк бруснично-зеленомошный; 10С, бонитет II, возраст V; n=288.
18 — ельник бруснично-чернично-зеленомошный; 10Е+С+Ос+Б, сомкнутость 0.7, бонитет III, возраст VI; n=227.
20 — сосняк бруснично-зеленомошный; 10С, сомкнутость 0.5, бонитет III возраст VII; n=159.

ТАБЛИЦА 6

Количественная характеристика групп деревьев (типов расстояний) по расстоянию между деревьями. Приспевающие и спелые насаждения

№ участка	Учтены деревья	Группы	Встречаемость, %	Средние		
				число расстояний	расстояния, см	размер групп, см
14 Ель	Все	I	48	2.1	50	104
		II	47	1.7	110	188
		III	5	1.1	200	217
	Живые	I	33	1.5	82	126
		II	42	1.6	151	243
		III	25	1.3	253	316
15 Сосна	Все	I	44	1.7	99	166
		II	48	2.2	227	501
		III	8	1.0	399	399
16 Сосна	Все	I	35	1.4	65	91
		II	43	2.3	169	394
		III	22	1.4	300	411
17 Сосна	Все	I	28	1.1	151	167
		II	46	2.4	293	714
		III	21	1.2	474	567
		«Окно»	5	1.1	654	736
18 Ель	Все	I	44	2.5	122	309
		II	43	1.5	258	374
		III	13	1.1	436	494
19 Ель	Все	I	45	2.1	88	190
		II	42	1.7	224	390
		III	13	1.1	392	420
20 Сосна	Все	I	50	1.8	204	376
		II	50	1.5	522	800

пик, излом, одним словом, деформированность кривой, которая статистически не может быть подтверждена из-за того, что частоты здесь малы. Но поскольку это, хотя и не выявленное достоверно, отклонение наблюдается всегда, мы не можем не считаться с ним, и при количественной характеристике типов групп (расстояний) деформация принята во внимание (табл. 5 и 6). Обнаруженные типы расстояний могут интерпретироваться в двух вариантах: 1) как расстояния в группах первого порядка, межгрупповые и в группах второго порядка; 2) как расстояния в зонах перекрытия групп, внутригрупповые и межгрупповые. «Хвост» в обоих случаях может соответствовать разрывам, «окнам».

Сравнение распределений и количественных характеристик типов расстояний между всеми деревьями и только между живыми деревьями показывает, что и на поздних этапах развития древостоя происходит перестройка групп: изреживание идет главным образом внутри групп в зонах повышенной плотности (среднее расстояние в пределах одного и того же типа увеличивается) и возникают новые группы деревьев (размер групп увеличивается, поэтому новое среднее расстояние в группе приближается к прежнему размеру группы или превышает его).

Все это говорит о том, что ценотический фактор (конкуренция, дифференциация, самоизреживание) оказывает существенное влияние на размещение деревьев, определяет рисунок, характер размещения деревьев в развивающемся древостое.

ЛИТЕРАТУРА

Бочаров М. К., Г. П. Самойлович. (1964). Математические основы дешифрирования аэроснимков леса. — Василевич В. И. (1962). О связи возобновления сосны с нижними ярусами леса. Бот. ж., 47, 9. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Георгиевский А. Б. (1972). Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (С. А. Mey.) Bunge в юго-восточных Каракумах. Бот. ж., 57, 11. — Грейг-Смит П. (1967.) Количественная экология растений. — Жирин В. М. (1970). Распределение расстояний между деревьями в насаждениях аридной зоны. В кн.: Совершенствование существующих и разработка новых методов инвентаризации леса. Научн. тр. ЛТА, № 131. — Злобин Ю. А. (1972). Численность и размещение подроста на площадях возобновления. Бот. ж., 57, 6. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. I. Вестн. ЛГУ, 21. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине. Вестн. ЛГУ, 15. — Ипатов В. С. (1970). Дифференциация древостоя. III. Разложение кривых распределения по толщине на составляющие. Вестн. ЛГУ, 3. — Ипатов В. С. (1974). Анализ размещения деревьев по территории. В кн.: Количественные методы анализа растительности (материалы IV Всесоюзного совещания). Уфа. — Лесков Н. Д. (1956). Особенности таксационной характеристики и структуры биогрупп в типе леса бор-брусничник. Тр. по лесн. хоз. Уральск. лесотехн. инст., 4. — Логвинов И. В. (1955). О некоторых особенностях в строении и росте смешанных сосново-еловых насаждений типа леса сосняк черничник Ленинградской области. В кн.: Техническая информация по результатам научно-исслед. работ ЛТА, 26. — Макаренко А. А. (1965). Перегруппировка деревьев по высоте. Вестн. сельхоз. науки Казахстана, 9. — Митропольский А. К. (1971). Техника статистических вычислений. — Патацкас А. И. (1964). Применение функции Шарлье для исследования закономерностей строения насаждений. Изв. высш. учебн. завед. Лесн. ж., 6. — Патацкас А. И. (1967). Некоторые распределения и корреляции в строении насаждений. Изв. высш. учебн. завед. Лесн. ж., 4. — Плотников В. В. (1968). О горизонтальной структуре древесного яруса лесных сообществ. Лесоведение, 5. — Плотников В. В. (1970). Возможный способ оценки влияния пространственного размещения деревьев на их рост и развитие в лесных сообществах. Тр. Инст. экол. раст. и животн., 77. — Проскуряков М. А. (1971). Закономерности формирования пространственной структуры древостоя горных еловых лесов Тянь-Шаня. Лесоведение, 6. — Проскуряков М. А. (1972). Размещение деревьев в еловых биогеоценозах северо-восточного Тянь-Шаня. Изв. АН Казахск. ССР, сер. биол., 1. — Проскуряков М. А. (1973). Методика анализа размещения елового древостоя по элементам микрорельефа в горах Тянь-Шаня. Экология, 2. — Романовский В. И. (1961). Математическая статистика, Кн. 1. — Симон Ф. Ф. (1926). Опыт исследования естественного возобновления сосны. Изв. Казанск. инст. сельск. хоз. и лесоводства. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. Пробл. совр. бот., 1. — Урбах В. Ю. (1964). Биометрические методы. — David F. N., P. J. Moore. (1954). Notes on contagios distribution in plant populations. Ann. Bot., N. S., 69. — Kershaw K. A. (1963). Pattern in vegetation and its causality.

Ecology, 44, 2. — K e r s h a w K. A. (1964). Quantitative and dynamic ecology. — W h i t f o r d P. B. (1949). Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. Ecology, 30, 2.

Ленинградский государственный университет.

Получено 16 XII 1974.

SUMMARY

The article presents results of the study of trees'distribution in monospecific stands of pine, spruce and birch of different age classes. By means of analysing the curves of distribution of minimal distances between trees on all sites the group spacing of plants on the territory has been revealed. The comparison of data obtained through accounting all the trees and only living trees in the same sites possibilitated the statement, that there exists a significant influence of coenotic factor on the distribution of trees, which manifests itself 1) in establishment of a more even distribution with the age of the stand and 2) in rearrangement of groups of trees.

УДК 581.9 : 581.524.4(285.3)(47)

Т. К. Юрковская

ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТИПОВ БОЛОТНЫХ МАССИВОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

T. K. YURKOVSKAYA. PLANT COVER GEOGRAPHY OF TYPES OF MIRE COMPLEXES IN THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Статья является результатом анализа обзорной карты растительного покрова европейской части СССР. На карте особенно четко выявились зональные и провинциальные особенности распространения основных типов болотных массивов в пределах этой территории, что позволило с довольно большой точностью провести или уточнить региональные границы и сопоставить их с другими ботанико-географическими рубежами, и в первую очередь с границами широтных полос первого и второго порядков, установленных главным образом по растительности плакоров.

Два последних десятилетия характеризуются широким развитием региональных исследований болот и соответственно большим количеством публикаций. В пределах небольших регионов при сравнительно однородных климатических зональных условиях на первый план выступает связь между типом болотного массива, а следовательно, и его растительным покровом с современным рельефом и характером четвертичных отложений. Именно этим, вероятно, объясняется то, что в отечественном болотоведении широкое распространение получило геоморфологическое направление, чаще всего именуемое ландшафтным. Сторонники этого направления считают геоморфологический фактор ведущим в формировании болот, в том числе в формировании их растительного покрова, пренебрегая общеизвестной истиной, что распределение растительного покрова на земном шаре прежде всего определяется зональными факторами, а затем уже азональными. И в пределах такого региона, как например Евразиатская хвойнолесная область, в распределении болот и их растительного покрова геоморфология играет не бо́льшую роль, чем в распределении лесов и их типов.

Антигеографизм геоморфологических классификаций болот неоднократно подчеркивали И. Д. Богдановская-Гиенэф (1949а), Н. Я. Кац (1961, 1974) и некоторые другие авторы, и тем не менее к этому приходится возвращаться снова. Нередко геоботаники, и в том числе болотоведы, говоря о растительности болот, даже о растительности болот таежной зоны, применяют понятия «азональный» и «интразональный». Вероятно, это имеет свои корни в понятии «зональный тип растительности». Если такой существует, все другие типы азональны, не соответствуют климатическим условиям данного региона и следует искать их связи с другими физико-географическими факторами.

Между тем существуют довольно обширные регионы, которые, как подчеркнули З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская (1973), вообще не имеют плакоров, и определить их место в системе единиц ботанико-географического расчленения Земли можно, лишь используя зональные и региональные черты растительности неплакорных местообитаний. В Евразиатской хвойнолесной области классический тому пример — Западная Сибирь. На рассматриваемой нами территории это, например, северотаежная полоса Карелии, которая вовсе лишена плакоров, и ельники — зональный

тип — прурочены здесь к узким речным долинам Беломорья или хребту Маансељкя на Северо-Западе, а водоразделы заняты сосняками и болотами (рис. 1).

При ботанико-географическом разделении арктической и таежной областей Евразии и оценке значимости отдельных рубежей региональным особенностям болотной растительности должно быть уделено большее внимание, чем это делалось до сих пор.

Остановлюсь вначале на типологии болотных массивов, которая была разработана мною для составления анализируемой карты. Классификационная схема включает несколько соподчиненных единиц: класс типов, группа типов, тип болотного массива; она построена по регионально-типологическому принципу.

Наиболее крупные типологические единицы — классы типов болотных массивов — выделяются на основании господствующих синузий. Разли-

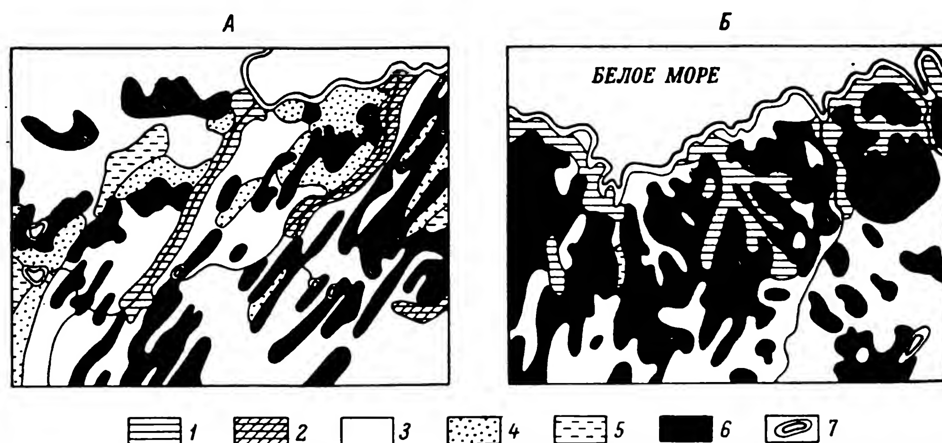


Рис. 1. Фрагменты геоботанических карт центральной части северной Карелии, крупный масштаб (*А*) и Прибеломорской низменности, средний масштаб (*Б*).

1—5 — северотаежные леса (*1* — еловые зеленомошные, *2* — еловые сфагновые, *3* — сосновые зеленомошные, *4* — сосновые лишайниковые, *5* — сосновые сфагновые); *6* — болота; *7* — озера.

чаются следующие пять классов: травяно-лишайниково-моховые, травяно-сфагново-гипновые, сфагновые, травяные и травяно-гипновые, а также лесные болота.

В класс травяно-лишайниково-моховых объединены болотные массивы тундры (полигональные и бугристые), в которых на повышениях торфообразовательный процесс прекратился и господствуют лишайники, дикрановые мхи и эрикоидные кустарнички, а в мочажинах идет активное торфообразование, преобладают сфагновые и гипновые мхи и болотные травы.

В класс травяно-сфагново-гипновых объединены грядово-мочажинные болота с периферически-олиготрофным ходом развития (Галкина, 1946), известные под названием аапа. Аапа — непереводимое финское слово, введенное в литературу Каяндером (Cajander, 1913).

В класс сфагновых объединены болота с наиболее специфичной в экологическом и фитоценотическом отношениях растительностью. В этот класс мы включили растительность не только верховых, но и сфагновых переходных болот, в которых сфагновые мхи еще делят господство с деревьями или кустарниками и травами, однако дальнейшее развитие переходных болот предопределено сфагновыми мхами.

Класс травяных и травяно-гипновых болот объединяет типы болотных массивов, растительность которых экологически и генетически связана переходами с водной и луговой растительностью.

В класс лесных болот включены болота с наименее специфичной растительностью, ибо их эдификаторы — деревья — плохо приспособлены к жизни на болотах.

Группы типов объединяют типы болотных массивов по региональному принципу на основании флористического критерия. В европейской части СССР типы болотных массивов класса травяно-сфагново-гипновых болот отнесены нами к одной группе (североевропейской), так же как и в классе травяно-лишайниково-моховых болот (к европейско-западносибирской). В классе травяных и травяно-гипновых болот выделены три группы — субатлантическая, кавказская и европейско-западносибирская. О группах типов сфагновых болот, обнаруживших наибольшее региональное разнообразие, будет сказано ниже.

В связи с разной степенью гетерогенности и динамичности растительного покрова болот для выделения типов болотных массивов в пределах каждого класса, иногда даже группы использованы свои критерии. Так, среди сфагновых верховых болот они выделяются по типу эколого-динамического ряда; в классе травяно-сфагново-гипновых (аапа) болот — по распространению преобладающей растительности в экологическом ряду центр — окраина и по составу доминирующих и характерных видов на грядах и в мочажинах; в классе травяно-лишайниково-моховых болот — по характерным типам комплексов и преобладающей на них растительности; в классе травяных и травяно-гипновых болот, а также в классе лесных болот типы болотных массивов выделяются по преобладающей группе ассоциаций; региональные и структурные их особенности подчеркиваются перечислением господствующих и характерных видов. Всего нами выделено 26 типов болотных массивов. Список картируемых типов болотных массивов, а также основные принципы типологии уже были опубликованы (Грибова и др., 1970; Юрковская, 1974). Краткие названия некоторых типов с перечнем доминирующих и характерных видов даны в таблице.

Прежде всего на карте хорошо выявляется зональность в распространении болот. С тундрой связаны травяно-лишайниково-моховые болота, с хвойнолесной зоной — травяно-сфагново-гипновые и сфагновые типы болотных массивов. Сфагновые болота встречаются и южнее Евразиатской таежной области (Сукачев, 1906; Лавренко, 1927, 1973; Пьявченко, 1958; Камышев, 1972; Хмелев, 1973). Здесь их следует рассматривать как экстразональную растительность, существование которой не соответствует современной климатической обстановке. Богдановская-Гиенэф (1946) связывает проникновение бореальной болотной растительности в степную область с «субатлантическим» ухудшением климата.

Можно проследить и более тесную приуроченность отдельных типов болотных массивов к определенным ботанико-географическим полосам. Так, в классе травяно-лишайниково-моховых полигональные болота связаны с полосой северных тундр, плоскобугристые — с полосой южных тундр, а крупнобугристые — с лесотундрой. В классе сфагновых болот с полосой северной тайги связаны северокарельский и прибеломорский типы сфагновых верховых болотных массивов. Печорско-онежский тип распространен в пределах двух полос — северной и средней тайги. С южной тайгой и подтайгой связано распространение западнорусского (ладожско-ильменско-западнодвинского) типа и среднерусских грядово-мочажинного и облесенного типов болотных массивов.

Зональные границы некоторых типов болотных массивов настолько четкие, что если их сравнить с границей распространения зонального типа растительности, то они совпадут почти полностью. Например, границу между южной тундрой и лесотундрой можно провести по северной границе распространения крупнобугристых болот. Но чаще, естественно, полного совпадения широтных границ, установленных по зональному типу растительности, с границами «болотных зон» не наблюдается, хотя определенное соответствие имеется всегда (рис. 2—5, табл.). Это соответствие выражается также в совпадении характера границ. Известно, что характер ботанико-географических рубежей может быть различным; очень редко встре-

Взаимосвязь между некоторыми регионально-типологическими единицами растительного покрова типов болотных массивов и широтным разделением растительного покрова европейской части СССР

Классы типов болотных массивов	Зоны	Полосы 1-го порядка	Группы типов и типы болотных массивов		
			Европейско-западносибирские		
Травяно-лишайниково-моховые	Тундра	Северная тундра	Полигональные 1. *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Dicranum elongatum*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *Cetraria hiascens*, *C. islandica*. 2. *Eriophorum russeolum*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *Drepanocladus fluitans*, *D. exannulatus*		
		Южная тундра	Плоскобугристые 1. *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Sphagnum fuscum*, *S. nemoreum*, *Dicranum elongatum*, *Cladonia mitis*, *C. rangiferina* 2. *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*, *Sphagnum balticum*		
		Лесотундра	Крупнобугристые 1. *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Polytrichum strictum*, *Cetraria nivalis* 2. *Eriophorum russeolum*, *Carex rariflora*, *C. rotundata*, *C. chordorrhiza*, *Drepanocladus fluitans*, *Sphagnum lindbergii*, *S. majus*, *S. riparium*		
			Североевропейские		
Травяно-сфагново-гипновые			Кольские	—	Онего-печорские
	Тайга	Северная тайга	1. *Empetrum nigrum*, *Betula nana*, *Trichophorum caespitosum*, виды *Cladonia*, *Sphagnum fuscum* 2. *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Sphagnum balticum*, *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *Drepanocladus fluitans*	Карельские 1. *Betula nana*, *Molinia coerulea*, *Carex lasiocarpa*, *Sphagnum fuscum*, *S. papillosum*, *S. warnstorfii* 2. *Carex livida*, *Equisetum heleocharis*, *Menyanthes trifoliata*, *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus badius*, *D. lapponicus*, *D. vernicosus*	1. *Betula nana*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. robustum* 2. *Carex chordorrhiza*, *C. limosa*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum heleocharis*, *Sphagnum majus*, *Drepanocladus exannulatus*
		Средняя тайга	—		

Классы типов болотных массивов	Зоны	Полосы 1-го порядка	Группы типов и типы болотных массивов			
			Европейские субокеанические	**Северо-западноевропейские**	**Восточноевропейские**	**Северо-восточноевропейские**
Сфагновые	Тайга	Северная тайга	Прибеломорские 1. *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, виды *Cladonia*, *Cetraria* 2. *Sphagnum lindbergii*, *S. balticum*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Trichophorum caespitosum*, *Carex rariflora*, *Scheuchzeria palustris*	Северокарельские 1. *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*	—	Печорско-онежские 1. *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*
		Средняя тайга	—	Западнорусские 1. *Calluna vulgaris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum fuscum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. majus*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*	—	
		Южная тайга	Восточноприбалтийские 1. *Calluna vulgaris*, *Eriophorum vaginatum*, виды *Cladonia*, *Sphagnum fuscum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. majus*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*		Среднерусские грядово-мочажинные 1. *Chamaedaphne calyculata*, *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *Sphagnum magellanicum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. majus*, *S. rubellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*	—
		Подтайга	Западно-прибалтийские 1. *Calluna vulgaris*, *Trichophorum caespitosum*, *Sphagnum rubellum* 2. *Sphagnum balticum*, *S. magellanicum*, *S. tenellum*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*		Среднерусские облесенные 1. *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*	

Примечание. Под номером 1 перечислены доминирующие и характерные виды повышений микрорельефа (бугров, валиков, гряд), под номером 2 — виды мочажин.

чаются резкие границы, значительно чаще границы расплывчатые: постепенные или диффузные. Анализу зональных границ рассматриваемой карты посвящена специальная статья (Грибова и др., 1972).

Такой же характер имеют региональные границы болот. Поэтому на рис. 3—5 мы проводим границы там, где данный тип болотного массива является широко распространенным, а не по отдельным массивам, вкрапленным среди преобладающих массивов другого типа. Точно так же, говоря о широтной полосе распространения болотных массивов того или иного типа, мы имеем в виду территорию их массового распространения. Например, северную границу северотаежной полосы мы считаем также границей, разделяющей типы болотных массивов — кустарничково-травяно-лишайниково-моховые крупнобугристые и печорско-онежские сфагновые верховые грядово-мочажинные. Это пример очень полного совпадения границ, что не исключает, однако, того факта, что на северо-востоке крупно-

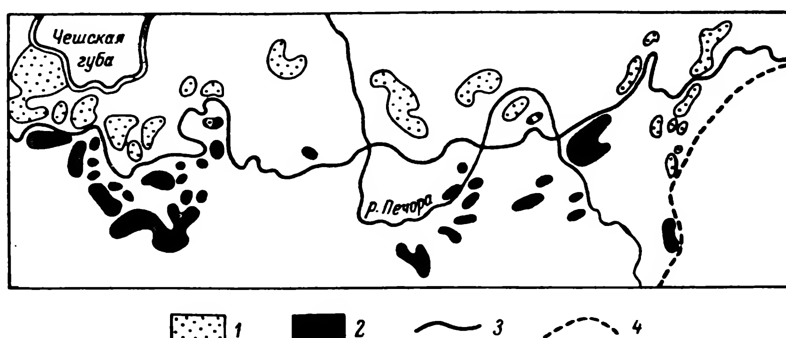


Рис. 2. Распространение крупнобугристых и печорско-онежских сфагновых верховых типов болотных массивов вдоль северной границы северной тайги.

1 — крупнобугристые болота; *2* — печорско-онежские грядово-мочажинные сфагновые верховые болота; *3* — северная граница северной тайги; *4* — западная граница Урала.

бугристые болота проникают в северную тайгу (рис. 2). По нашему мнению, положение о том, что северная тайга европейской части СССР является полосой широкого распространения аапа-болот, не противоречит наличию в этой полосе болот других типов. Точно так же аапа-болота встречаются севернее и южнее этой полосы. Аналогичный пример был приведен и в цитированной выше работе (Грибова и др., 1972) на фрагменте карты восстановленного растительного покрова Новгородской и Калининской областей, где в растительном покрове более или менее равномерно сочетаются южнотаежные и шерколиственно-хвойные леса, а также встречается несколько региональных типов болотных массивов. Такая же картина диффузного расположения болотных массивов аапа типа и сфагновых верховых по обе стороны от границы, разделяющей области аапа-болот и грядово-мочажинных сфагновых болот, наблюдается в Финляндии (Eurola, Ruuhijärvi, 1961; Tolonen, 1967).

Перечисленные закономерности зонального распространения болот настолько очевидны, что просто удивительно, как можно в наши дни говорить об азональности болотной растительности. Об этих закономерностях неоднократно писал Кац (1948, 1963, 1971, 1974). На основании существующих зональных различий Богдановская-Гиенэф (1949б) выделяет две группы типов сфагновых верховых болотных массивов — фускум-группу и магелланикум-группу. Наша карта только уточняет уже известные для сфагновых болот зональные рубежи. Соотношение широтных границ, установленных по зональному типу растительности и выделенных по распространению различных подразделений .болот (типов, групп и классов), можно видеть на рис. 3—5 и в таблице.

Сенсационным в болотоведении можно считать тот факт, что впервые на карте выявилась сплошная широтная полоса распространения травяно-сфагново-гипновых (аапа) типов болотных массивов (рис. 3). До сих пор на территории СССР было известно три провинции аапа-болот: кольская, карельская и припечорская (Кац, 1948). Аапа-болота известны также в Финляндии (Ruuhijärvi, 1960) и северной Швеции (Sjörs, 1965). В литературе имелись указания на нахождения аапа или сходных с ними болот и за пределами указанных провинций. Так, Т. А. Работнов (1930) встречал в Архангельской области болота, близкие аапа. Кац (1948) и Н. И. Пьявченко (1955) указывают аапа или близкие к ним типы, образующие системы с крупнобугристыми, на нижней Печоре. М. С. Боч и Н. Г. Солоневич (Боч, 1963; Боч, Солоневич, 1965, 1972) описали аапа-болота в районе лесотундрового стационара «Сивая Маска».

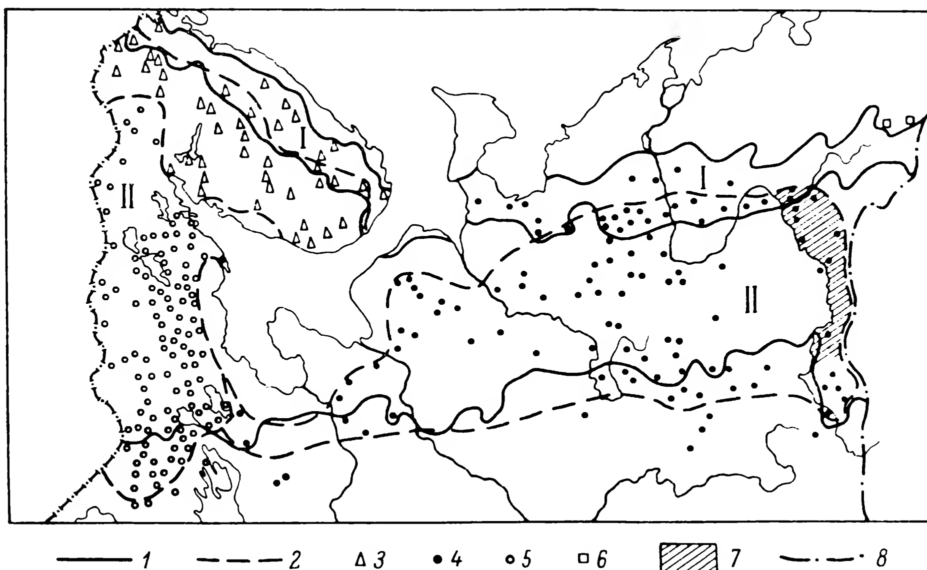


Рис. 3. Распространение травяно-сфагново-гипновых (аапа) типов болотных массивов.

1 — границы полос первого порядка; *2* — границы распространения типов болотных массивов; типы болотных массивов: *3* — восточнокольские, *4* — онего-печорские, *5* — карельские, *6* — аапа-болота вне территории их сплошного распространения (По Боч и Солоневич, 1972); *7* — провинция припечорских аапа-болот (по Кацу, 1948); *8* — западная граница Урала; *I* — лесотундра; *II* — северная тайга.

Локальный характер распространения болот аапа типа всегда служил большой опорой для сторонников геоморфологической классификации, подтверждая их положение о якобы автономности аапа-болот от климата.

Между тем точка зрения о зональной полосе распространения аапа-болот была высказана еще А. П. Шенниковым (1940) при обсуждении проекта геоботанического районирования СССР. Он писал, что торфяники типа аапа приурочены к выделенной им предтундровой подзоне. Руухиярви (Ruuhijarvi, 1960), исследователь аапа-болот Финляндии, также подчеркивал, что эти болота — климатически обусловленный тип, который, сосредоточиваясь в северной полосе бореальной зоны Евразии и Северной Америки, должен иметь панбореальный ареал, и только слабая изученность северных территорий не позволяет выявить этот ареал в натуре. Кац в своем докладе на совещании по типологии болот в Киеве (1972) также подчеркнул зональный характер аапа-болот (Кац, 1974).

В 1969 г. мною были просмотрены аэрофотоснимки территории Коми АССР и некоторых прилегающих к ней районов. По снимкам было установлено большое количество аапа-болот в пределах северной тайги Коми АССР и в северной полосе средней тайги. Часть из них позднее описала

Р. Н. Алексеева (1974б). С. А. Грибова при аэровизуальном исследовании лесотундры обнаружила грядово-мочажинные болота, которые хорошо отличались от господствующих крупнобугристых болот. Полевые исследования 1973 года подтвердили, что это были действительно аапа. Для этой же полосы описывает аапа-болота в бассейне р. Колвы Алексеева (1974а). Оставался, однако, большой пробел — Архангельская область. Административная граница между нею и Коми АССР как бы служила границей распространения аапа-болот. На искусственность такого явления уже указывалось (Юрковская, 1974). Болота на карте этой территории были показаны по материалам геолога В. Н. Кирюшкина (1967), ученика С. Н. Тюремнова и Е. А. Галкиной, который и выделил здесь болота котловин — замкнутых, сточных, проточных, логов и т. п., которые были интерпретированы Т. Г. Абрамовой и Г. И. Козловой (неопубликованные данные) по растительному покрову как сфагновые верховые и переходные болота. И только в самое последнее время, после просмотра аэрофотоснимков [1] Архангельской области удалось обнаружить на ее территории большое количество аапа-болот. Различия между ними и верховыми болотами на аэрофотоснимках, как известно, выявляются очень хорошо. По снимкам было также уточнено распространение некоторых других типов болот в пределах Архангельской области, в частности прибеломорского, который заходит довольно далеко в глубь материка в бассейне рек Мезени и Пинеги. По-видимому, детальное изучение аапа-болот даст еще много нового в познании их географии и типологии, но уже сейчас можно утверждать, что северная тайга в европейской части СССР — полоса их оптимального развития и широкого распространения. Они заходят в полосу лесотундры по долинам рек, где образуют самостоятельные массивы, но чаще системы с крупнобугристыми и бугристо-грядовыми болотами. Встречаются они также и в северной части среднетаежной полосы.

Далее коротко остановлюсь на провинциальных чертах растительного покрова болотных массивов. Провинциальность их растительного покрова особенно подчеркнута в работах Каца, поэтому я стремилась для картируемых типов болотных массивов давать те названия, которые были им ранее предложены, чтобы подчеркнуть идентичность выделенных типов и их географический ареал.

Провинциальные черты в растительном покрове среди классов типов болотных массивов, имеющих явно выраженную зональную приуроченность, наиболее четко проявляются в классе сфагновых болот, а также хорошо прослеживаются в классе травяно-сфагново-гипновых болот. В последнем выделяются кольский, карельский и онего-печорский региональные типы, различающиеся набором доминирующих и содоминирующих видов, в первую очередь в составе грядово-мочажинных комплексов (см. таблицу, рис. 3). В то же время флористические, структурные и экологические различия между этими типами не столь велики, что позволяет объединить их в одну группу североевропейских болот.

Провинциальные особенности растительного покрова типов сфагновых болотных массивов общеизвестны. Я не буду их здесь повторять, так как они показаны в таблице, а географические ареалы отдельных региональных типов либо групп приведены на рис. 4 и 5. Известно также и то, что ареал одних типов очень узкий (например, восточноприбалтийского, западноприбалтийского), тогда как других довольно широкий (например, печорско-онежского). Типы сфагновых верховых болотных массивов объединены в несколько крупных региональных групп на основании флористического критерия, а также с учетом степени выраженности болотообразовательного процесса.

В группу европейских субокеанических сфагновых верховых болот объединены типы, в которых эдификаторная роль сфагнов ослаблена в результате развития процессов эрозии и денудации и происходит смена

[1] Автор чрезвычайно признателен Д. Н. Сабурову за предоставленные для просмотра аэрофотоснимки территории Архангельской области.

сфагновых мхов печеночными мхами и лишайниками. Во всех типах болот этой группы ярко выражена роль *Calluna vulgaris* (L.) Hill в сложении растительного покрова. В группу северо-западноевропейских объединены типичные верховые сфагновые болота, которые характеризуются господством *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. и *Sphagna cuspidata* col. в мочажинах; эта группа отличается от близкой северо-восточноевропейской тем, что в последней отсутствуют некоторые субатлантические и западноевропейские виды — *Calluna vulgaris*, *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. tenellum* Brid. В восточноевропейскую группу объединены типы верховых сфаг-

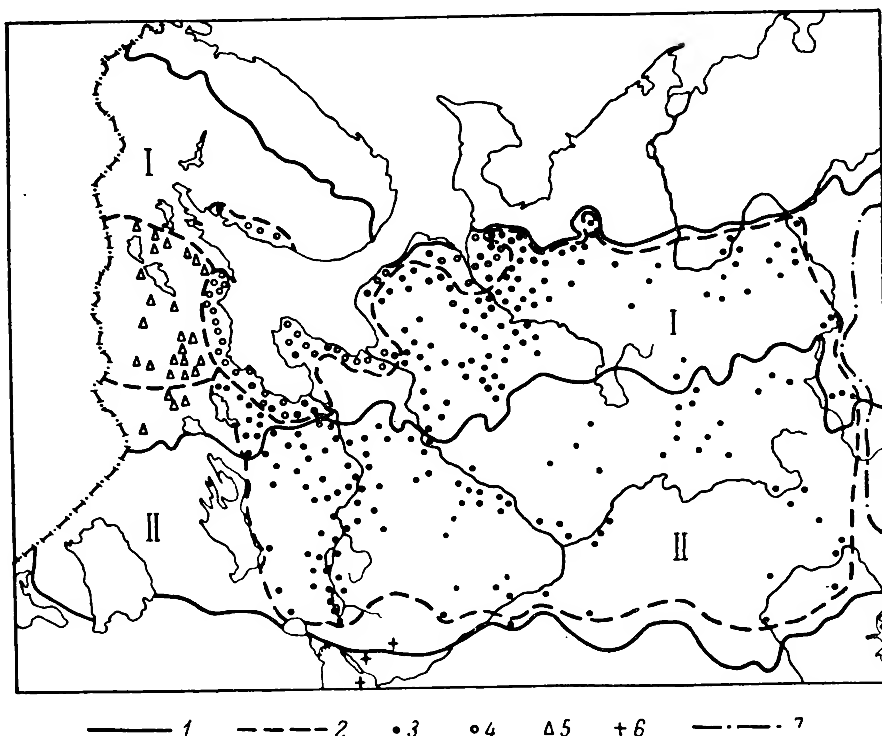


Рис. 4. Распространение типов сфагновых северо- и среднетаежных верховых болотных массивов.

1 — границы полос первого порядка; *2* — границы распространения типов болотных массивов; типы болотных массивов: *3* — печорско-онежские, *4* — прибеломорские, *5* — северокарельские, *6* — среднерусские, *7* — западная граница Урала; *I* — северная тайга; *II* — средняя тайга.

новых болотных массивов со *S. magellanicum* Brid., в которых сфагновые мхи несколько угнетены хорошо развивающимся древостоем.

Если типы болотных массивов класса сфагновых болот имеют хорошо выраженную региональную дифференциацию в пределах тайги, то болотные массивы класса травяных и травяно-гипновых болот на всем протяжении полос северной, средней и южной тайги представлены одним типом, и только начиная с полосы широколиственно-темнохвойных лесов (подтайга) и южнее обнаруживается большое разнообразие региональных типов болотных массивов этого класса: приморско-прибалтийские, полесские, среднерусско-украинские, восточнокавказские, колхидские.

Типы болотных массивов класса травяно-лишайниково-моховых болот имеют хорошо выраженную широтную дифференциацию, тогда как региональные особенности их растительного покрова выявить не удалось. Напомним, что Кац (1948), выделяя провинции плоскобугристых болот Большеземельской и Малоземельской тундр, отмечает, что плоскобугристые болота обеих провинций в общем одного характера. Провинции в «зоне крупнобугристых болот» Кац также выделяет не на основании различий

в их растительном покрове, а по различиям в морфологии болот и образующих их комплексов.

На карте хорошо прослеживается роль растительного покрова болот в общей структуре растительного покрова. Крупные болотные массивы занимают большие площади в тундре и северной тайге. Их роль значительно снижается в континентальных районах средней и южной тайги, где они смещаются с водоразделов первого порядка на водоразделы второго порядка и речные террасы, тогда как в менее континентальных районах средней и южной тайги и даже в полосе широколиственно-хвойных лесов болота

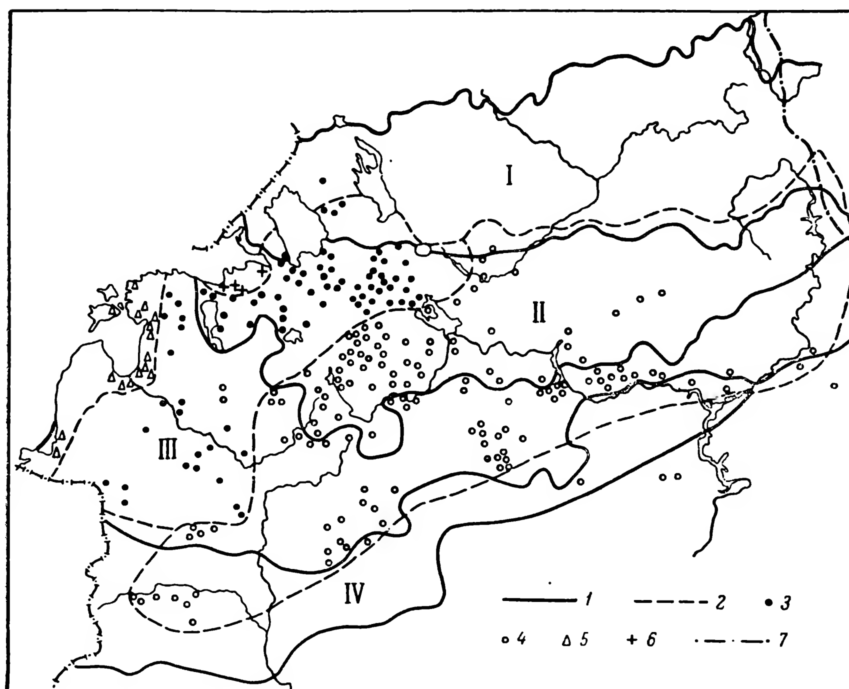


Рис. 5. Распространение типов сфагновых южнотаежных и подтаежных верховых болотных массивов.

1 — границы полос первого порядка; *2* — границы распространения типов болотных массивов; типы болотных массивов: *3* — западнорусские, *4* — среднерусские грядово-мочажинные и облесенные, *5* — западноприбалтийские, *6* — восточноприбалтийские; *7* — западная граница Урала; *I* — средняя тайга, *II* — южная тайга, *III* — подтайга, *IV* — широколиственнолесная область.

по-прежнему занимают большие площади. На южном пределе своего ареала сфагновые верховые болота встречаются только на боровых террасах рек.

Различия в размерах, структуре и флористическом составе имеет любой региональный тип болотного массива в пределах своего ареала. Например, западнорусский (ладожско-ильменско-западнодвинский) тип болотного массива (рис. 6) в оптимальных условиях своего ареала, в полосе южной тайги, имеет наибольшие размеры и высокую частоту встречаемости, а следовательно, играет значительную роль в сложении растительного покрова этой территории. Здесь же наиболее полно выражены и его типические черты: морфология, структура и флористический состав растительного покрова. За пределами южной тайги сокращаются площади, занятые болотными массивами этого типа, и размеры самих массивов, изменяется и флористический состав. На северо-востоке усиливается бореализация за счет увеличения роли *Betula nana* L., становятся редкими западные виды — *Calluna vulgaris*, *Sphagnum cuspidatum*, *S. rubellum* Wils. Напротив, в западной части ареала роль этих видов усиливается, а сокра-

щаются обилие и встречаемость *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, в подтайге увеличивается и роль *Sphagnum magellanicum*, который на некоторых болотных массивах уже делит господство со *S. fuscum*. Кац (1948) предлагает различать два варианта болотных массивов ладожско-ильменско-западнодвинского типа — западный и восточный. На переходный между ладожско-ильменско-западнодвинским и западноприбалтийским типами характер растительного покрова верхового сфагнового болота «Жувинтас» в юго-западной Литве обращает внимание А. Будрюнас (1968).



Рис. 6. Характер размещения болот западнорусского типа.

1 — грядово-мочажинные сфагновые верховые болота западнорусского типа; *2* — граница ареала болотных массивов западнорусского типа, *3* — северная и южная границы южной тайги.

Несомненно, что на основании среднемасштабных карт, допускающих меньшую степень генерализации, можно провести более детальную региональную дифференциацию растительного покрова болот, вплоть до выявления их порайонных особенностей.

Заканчивая обзор географии растительного покрова типов болотных массивов, считаю необходимым подчеркнуть следующие моменты.

Широтная дифференциация наиболее четко проявляется в классе типов травяно-лишайниково-моховых болотных массивов, связанных в своем распространении с тундрой, где она очень близка зональному расчленению растительного покрова тундры в целом (Геоботаническое районирование, 1947; Грибова, 1972). В следующих двух классах (травяно-сфагново-гипновых и сфагновых типов болотных массивов) широтная дифференциация также хорошо выражена, но она в той или иной мере расходится с зональными полосами, выделяемыми при универсальном геоботаническом районировании территории.

Эти явления связаны с рядом субъективных моментов, но имеются, несомненно, и объективные причины, одной из которых, по нашему мнению, является общность экобиоморф зональных типов растительности тундр и болот и резкое их различие у болотной и лесной растительности.

При сопоставлении зональных рубежей бросается в глаза, что средняя тайга не имеет специфического, только ей свойственного зонального типа болотного массива. Здесь можно провести аналогию с сосняками, среди которых оказалось практически невозможно в мелком масштабе обсуждаемой карты выделить типы сосняков, специфичные только для средней тайги, которые отсутствовали бы в южной. Возможно, что при меньшей генерализации объема понятия «тип болотного массива», а также при выделении и картировании вариантов типов болотных массивов средняя тайга могла бы быть охарактеризована каким-то определенным набором типов или вариантов, отличных от северо- и южнотаежных.

Подобно тому, как в геоботаническом районировании выделяются зональные полосы первого и второго порядков, по-видимому, разный ранг имеют и рубежи широтных полос типов болотных массивов. Сравнивая рис. 3 и 4, анализируя таблицу, мы видим, что широтная полоса распространения травяно-сфагново-гипновых болотных массивов захватывает часть ареала крупнобугристых болотных массивов и часть ареала сфагновых верховых болот. Из этого можно сделать два вывода. Во-первых, широтную полосу аапа-болот следует рассматривать как полосу рангом ниже, чем полосы распространения крупнобугристых и сфагновых верховых болотных массивов. Во-вторых, следует шире использовать зональные черты растительного покрова типов болотных массивов при зональном расчленении всего растительного покрова. В частности, северную границу распространения аапа-болот можно привлечь при обосновании границы между северной и южной полосами лесотундры, а южную границу их в средней тайге — для выделения северной полосы второго порядка в средней тайге. Возможно также использовать северную границу распространения аапа-болот для подкрепления доводов тех геоботаников, которые склонны относить полосу южной лесотундры к тайге в качестве особой полосы (подзоны) «предтундровой» (Шенников, 1940) или «крайнесеверной» тайги (Лащенкова, 1964).

Региональное расчленение растительного покрова типов болотных массивов, как мы видели, в той или иной мере, а иногда в значительной степени расходится с региональным расчленением растительного покрова в целом. Это объясняется в первую очередь тем, что состав доминирующих видов и ведущие формации растительного покрова болот остаются неизменными на протяжении обширных регионов и для расчленения их используются различия в составе сопутствующих и характерных видов, а также различия в наборе формаций, играющих в растительном покрове типов болотных массивов второстепенную роль.

Кроме того, растительность сфагновых болот чувствительнее к степени изменения континентальности климата, чем темнохвойные леса, в которых средообразующее влияние ели перекрывает влияние океаничности климата.

И главное, при выделении геоботанических провинций и подпровинций особенности растительности болот просто не учитываются. Им придается значение лишь начиная с выделения округов. Например, восточная часть Балтийского щита характеризуется набором региональных типов болотных массивов (кольский и карельский аапа, северокарельский сфагновый верховой и др.), восточная граница которых близка к западной границе ареалов некоторых видов: *Rubus humilifolius* C. A. Mey., *Atragene sibirica* L., *Delphinium elatum* L., *Larix sibirica* Ledeb. Эта же территория характеризуется набором специфических «скальных» сообществ и их фрагментов, общих для всей Фенноскандии. Здесь же распространены специфические типы: ельник лишайниковый каменистый северотаежный, ельник костяничный среднетаежный, сосняки лишайниковые каменистые северо- и среднетаежные (Яковлев, Воронова, 1959). Физико-географы (Исаченко и др., 1965) проводят здесь рубеж самого высокого уровня, разделяя страны — Балтийский щит и Русскую равнину. Между тем в геоботаническом районировании отсутствует рубеж даже на уровне подпровинции и отдельные округа Фенноскандии, входящие в Евразиатскую таежную область, столь близкие между собой, попадают в разные подпровинции, вы-

деленные по ареалам елей, — с одной стороны, это леса с преобладанием *Picea obovata* и гибридной формы *Picea obovata*×*P. abies*, с другой — леса, образованные преимущественно гибридными формами елей (*Picea abies*××*P. obovata* и *P. obovata*×*P. abies*). Типологические различия между этими двумя региональными группами ельников не выявляются. Нам представляется, что нет оснований возводить этот рубеж до сравнительно высокого (подпровинциального) уровня. По нашему мнению, это как раз тот случай, когда для определения подпровинциального рубежа следовало бы привлечь особенности растительного покрова неплакорных местообитаний, в том числе болот. В этом отношении показательно выделение Белорусско-Прибалтийской подпровинции, при обосновании границ которой Т. И. Исаченко использовала своеобразие не только плакорных типов растительности, но и неплакорных (альваров, гриней и болот), а также границы ареалов некоторых атлантических и среднеевропейских видов.

Представляется, что по мере углубления и расширения исследований географии растительного покрова болот региональные особенности их растительности будут находить большее применение при обосновании рубежей универсального геоботанического районирования.

ЛИТЕРАТУРА

А л е к с е е в а Р. Н. (1974а). Болота переходной полосы между зонами аапа- и бугристых болот на северо-востоке Европейской части СССР. Бот. ж., 59, 1. — А л е к с е е в а Р. Н. (1974б). Аапа-болота среднего течения р. Печоры. В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. — Б о г д а н о в с к а я - Г и е н э ф И. Д. (1946). О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, II. — Б о г д а н о в с к а я - Г и е н э ф И. Д. (1949а). О классификации болотных массивов. Вестн. ЛГУ, 7. — Б о г д а н о в с к а я - Г и е н э ф И. Д. (1949б). Типы верховых болот СССР. Тр. 2-го Всес. геогр. съезда, III. — Б о ч М. С. (1963). Об аапа-болотах на Северо-Востоке Европейской части СССР. Бот. ж., 48, 12. — Б о ч М. С., Н. Г. С о л о н е в и ч. (1965). Особенности стратиграфии лесотундровых болот на крайнем северо-востоке Коми АССР. Изв. Коми филиала ВГО, 10. Сыктывкар. — Б о ч М. С., Н. Г. С о л о н е в и ч. (1972). Болота и заболоченные редколесья и тундры. В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. — Б у д р ю н а с А. (1968). Растительность верховой части болота «Жувинтас». В кн.: Заповедник Жувинтас. — Г а л к и н а Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. В кн.: Сборник научных работ Ботанического инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). — Г е о б о т а н и ч е с к о е районирование СССР. (1947). М.—Л. — Г р и б о в а С. А. (1972). Опыт составления мелкомасштабной карты растительности тундры и лесотундры (на примере северо-востока Русской равнины). В кн.: Геоботаническое картографирование, 1972. — Г р и б о в а С. А., Т. И. И с а ч е н к о, А. С. К а р п е н к о. (1972). О зональных границах на «Карте растительности Европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000. В кн.: Геоботаническое картографирование, 1972. — Г р и б о в а С. А., Т. И. И с а ч е н к о А. С. К а р п е н к о, Е. М. Л а в р е н к о, Т. К. Ю р к о в с к а я. (1970) . Легенда к «Карте растительности Европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 в пределах Восточно-Европейской равнины. Бот. ж., 55, 11. — Исаченко А. Г., З. В. Д а ш к е в и ч, Е. В. К а р н а у х о в а. (1965). Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. — К а м ы ш е в Н. С. (1972). Сравнительная характеристика сфагновых болот Окско-Донской низменности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 3. — К а р а м ы ш е в а З. В., Е. И. Р а ч к о в с к а я. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — К а ц Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — К а ц Н. Я. (1961). О классификациях болот. Бот. ж., 46, 4. — К а ц Н. Я. (1963). О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, 2. — К а ц Н. Я. (1971). Болота земного шара. — К а ц Н. Я. (1974). О типологии и классификации торфяников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 1. — К и р ю ш к и н В. Н. (1967). Принципы районирования болотных массивов с использованием материалов аэросъемки (на примере северной части лесной зоны Архангельской обл.). В кн.: Материалы межвузовской конференции по геоботаническому районированию СССР. — Л а в р е н к о Е. (1927). Опис сфагнових та гипново-осокових болот колишньої Харківщини. В кн.: Охорона пам'яток природи на Україні. — Л а в р е н к о Е. М. (1973). Бореальная растительность Лиманской группы болот и озер в долине Среднего Донца. В кн.:Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. — Л а щ е н к о в а А. Н. (1964). Карта растительности. Атлас Коми АССР. ГУГК, М. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1955). Бугристые торфяники. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1958). Торфяники Русской лесостепи. — Р а б о т н о в Т. А. (1930). О болотах Архангельского округа. Торфян. дело, 5. — С у к а ч е в В. Н. (1906). Материалы к изучению болот и торфяников степной полосы южной России.

Изв. СПб. лесн. инст., 14. — Хмелев К. Ф. (1973). Характеристика фитоценозов гипновых и сфагновых болот центрального Черноземья. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 5. — Шенников А. П. (1940). К ботанической географии лесного Северо-Востока Европейской части СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. III (Геоботаника), 4. — Юрковская Т. К. (1974). Типы болотных массивов на обзорной карте растительного покрова лесной зоны европейской части СССР. В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. — Яковлев Ф. С., В. С. Воронова. (1959). Типы лесов Карелии и их природное районирование. — Cajander A. K. (1913). Studien über die Moore Finnlands. Acta Forestalia Fennica, 2, 3. — Eurola S., R. Ruuhijärvi. (1961). Über die regionale Einteilung der finnischen Moore. Arch. Soc. Vanamo, 16. — Ruuhijärvi R. (1960). Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 31, 1. — Sjörs H. (1965). Regional ecology of mire sites and vegetation. Acta Phytogeographica Suecica, 50. — Tolonen K. (1967). Über die Entwicklung der Moore im finnischen Nordkarelien. Ann. Bot. Fenn., 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 24 XII 1974.

SUMMARY

The article is the result of analysing the survey map of plant cover of the European part of the U. S. S. R. Zonal and provincial specificities of distribution of the main types of mire complexes are clearly seen on the map, which gave possibility to draw regional borders or make them more precise and to compare them with other botanical-geographic boundaries. For the first time within the limits of the European part of the U. S. S. R. a continuous latitudinal zone of the distribution of grass-sphagnum-hypnous mire complex types («aapa») has been established.

УДК 581.14 : 581.45 : 58 : 582.542

Н. Г. Рытова

СКОРОСТЬ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РОСТА ЛИСТЬЕВ У *PHLEUM PRATENSE* L. (НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МОРФОГЕНЕЗА ЗЛАКОВ)

N. G. RYTOVA. THE RATE AND THE DURATION OF LEAF GROWTH IN *PHLEUM PRATENSE* L. (SOME ASPECTS OF GRASS MORPHOGENESIS)

Изучены скорость и продолжительность роста листьев, их строение и число до соцветия на главных побегах свободно размещенных растений *Phleum pratense* L., а также время появления и строение боковых побегов II порядка. Установлено, что число листьев до соцветия варьирует от 9 до 17 у растений, посеянных весной (яровых), и от 14 до 22 и более у растений, посеянных в конце лета (озимых). В связи с этим изменяются структура и функции листьев одного и того же яруса: 1—5-й листья образуют вегетативную розетку побега, 6—9-й могут быть листьями розетки или соломины, 10-й и последующие — листьями розетки. соломины или брактеями соцветия. Строение листьев зависит от их положения на побеге, а последнее определяется скоростью перехода растения к цветению. Высказано предположение, что определенная скорость ростовых процессов, вызванная любыми воздействиями, имеет прямое отношение к регуляции развития растений. У репродуктивных побегов изменения размеров листьев по одновершинной кривой являются результатом следующих процессов: длина листьев, образующих восходящую часть кривой, возрастает в результате увеличения скорости роста (суточных линейных приростов) при относительно равных периодах роста каждого листа; редукция последних листьев побега, образующих нисходящую часть кривой, наступает при максимальной скорости их роста из-за сокращения его продолжительности, что вызвано более ранним заложением зоны лигулы и влагалища у листовых зачатков в период формирования соцветия. У озимых побегов длина листьев изменяется по двухвершинной кривой. Первая часть кривой характеризует листовую серию побега в вегетативной фазе развития, до перезимовки, вторая — в репродуктивной. В отличие от развития побега в репродуктивной фазе она обусловлена некоторым увеличением, а затем резким снижением скорости роста листьев при все более продолжительных периодах их роста. Дифференцировка листа, опережающая рост, обнаружена не только у последних (перед соцветием) листьев побега, но также у первых листовых зачатков в медленно прорастающих (или покоящихся) боковых почках и у побегов, ушедших в зиму в состоянии роста. Во всех случаях это приводит к редукции листьев (чешуевидные и переходные листья в основании боковых побегов, короткие листья весной при возобновлении роста побега).

В работах фитофизиологов и специалистов в области прикладной ботаники рост растений обычно изучается по приросту сухого вещества в единицу времени или в процентах к весу взрослого растения или органа (Williams, 1964; Чельцова, Аветисова, 1974, и др.), что вполне отвечает задачам этих исследований.

Такой подход, однако, не может удовлетворить морфологов, изучающих структуру растений и ее становление в онтогенезе, как в оптимальных условиях, так и при изменении экологических факторов. Очевидно, что в морфологических исследованиях представляют интерес не приросты сухого вещества растения в граммах или процентах, а скорость изменения формы и размеров растущих органов растения в единицу времени и продолжительность роста (Milthorpe, 1956, 1959) или скорость роста и дифференцировки (Синнот, 1963).

Изучение скорости роста и дифференцировки растений интересно по крайней мере в двух аспектах.

Скорость и продолжительность роста последовательных листьев вегетативного побега, например у злаков, характеризует активность соответствующих интеркалярных меристем листьев. Активность меристем в свою очередь является интегрированным показателем онтогенетического состояния растений. Поэтому изменение скорости роста и дифференцировки последовательных метамеров побега может служить прямым тестом, фиксирующим изменения физиологического состояния растения, в том числе и при переходе в репродуктивную фазу, задолго до появления структурных изменений побега. Отсутствие такого прямого теста, по словам авторов книги «Цветение и его фотопериодическая регуляция», весьма затрудняет исследования по физиологии развития растений (Аксенова и др., 1973 : 97).

Изучение скорости роста и дифференцировки последовательных листьев побега позволяет также проследить за изменением этих показателей у листовой серии побега и получить новые данные для истолкования различий в строении листьев.

Строение побегов у злаков подробно освещено в монографии Т. И. Серебряковой (1971). Закономерные изменения метамеров от основания к верхушке побега рассмотрены в морфологическом плане: прослежены изменения размеров и формы листьев и их частей, длины и толщины междоузлий и других элементов структуры побега, и отмечено, что у моноциклических побегов они изменяются по одновершинной кривой, а у ди- и полициклических — по дву- или многовершинным кривым соответственно циклам роста побегов.

В данной работе сделана попытка проанализировать процесс формирования моноциклических и озимых побегов у злаков с учетом скорости и продолжительности роста метамеров и сопоставить эти характеристики роста с изменением структуры метамеров и побега в целом.

Объектом изучения выбрана тимофеевка луговая *Phleum pratense* L. из-за ее способности «регулировать» начальные этапы онтогенеза при посеве в разные сроки. Известно, что в разреженных весенних посевах растения могут выколашиваться в год посева. В загущенных весенних посевах, а также при летних сроках посева наряду с репродуктивными побегами у части растений формируются укороченные и удлиненные вегетативные побеги, последние к зиме отмирают. При позднелетнем посеве формируются только укороченные вегетативные побеги, которые зимуют и переходят в репродуктивную фазу весной следующего года (Шаин, 1954; Cocks, 1958; Langer, Ryle, 1959). Иначе говоря, в зависимости от условий главный побег у тимофеевки луговой может развиваться по типу моноциклического (ярового) или озимого. В связи с этим весьма интересны изменения в структуре главного побега, а также особенности роста при разных сроках посева.

Работа выполнена в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Семена тимофеевки луговой сорта Ленинградская 204 высевались в несколько сроков в 1972 г. — 7 VI, 8 и 22 VIII, а также 4 V 1973 на делянки в 1 м^2 при площади питания растений 10×10 см. Почва участка супесчаная, перегнойная, в течение сухого периода лета растения регулярно поливались.

Методика наблюдений заключалась в следующем (подробнее см.: Рытова, 1972а). При появлении всходов на каждой делянке отмечали этикетками 10—20 растений, за которыми вели регулярные наблюдения: 2—3 раза в неделю (осенью реже) измеряли растущие листья главного побега и составляли графики роста. На этих же графиках отмечали даты появления боковых побегов II порядка и длину их 1-го листа (отдельно длину пластинки и влагалища). Раз в неделю (осенью реже) выкапывали несколько не отмеченных этикетками растений для изучения состояния верхушечной почки главного побега. Полные наблюдения — с момента появления всходов и до колошения — проведены на растениях, посеянных 4 V (45 дней) и 8 и 22 VIII (около года).

В вегетативной фазе развития у тимофеевки, как и у многих других злаков, формируются укороченные вегетативные (розеточные) побеги, надземная часть которых представлена несколькими двурядно расположенными листьями. Листовые зачатки один за другим возникают на конусе нарастания и после некоторого периода формирования в почке начинают интенсивно расти и поочередно появляться из влагалищ зрелых листьев. Одновременно с листьями в верхушечной почке побега развиваются боковые почки, листовые зачатки которых через некоторое время также начинают интенсивно расти, в результате чего формируются новые боковые побеги. Такая сравнительно простая и однообразная структура укороченных вегетативных побегов облегчает изучение роста растений в предгенеративный период. Наблюдения заключаются в измерении длины листьев, последовательно возникающих на побеге. Линейные листья злаков, растущие основанием, являются весьма удобным объектом для такого рода измерений.

Наша методика позволяет определять: 1) величину суточных линейных приростов листьев, 2) продолжительность роста (в сутках) пластинки и влагалища у последовательных листьев побега, 3) их длину и ширину, 4) ритм заложения листовых зачатков на апексах главного и боковых побегов, 5) продолжительность формирования и прорастания боковых почек и строение первых листьев боковых побегов.

Все эти данные позволяют представить закономерности сопряженного роста разных органов растения в динамике.

Перейдем к рассмотрению роста отдельных растений тимофеевки при весенних посевах. Данные наблюдений в посевах 4 V и 7 VI во многом сходны, поэтому мы приводим только результаты первого опыта.

При посеве 4 V всходы появились 15 V. К концу первого месяца жизни на главных побегах растений заканчивали рост 7-е листья и появились 8-е. Конусы нарастания главных побегов у многих растений преобразовались к этому времени в соцветия длиной 1—2 мм. Колошение началось 2 VII и растянулось до 12 VII. У разных растений на главном побеге до соцветия развернулось от 9 до 17 листьев (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Распределение растений по числу листьев на главном побеге (до соцветия). Посев 4 V 1973

Число листьев до соцветия	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Число растений, %	10.5	15.7	5.2	5.2	15.7	32.0	10.5	—	5.2

На рис. 1 по средним данным для 6 растений с 14 листьями до соцветия представлены длина листьев главного побега и длина их пластинок и влагалищ. График позволяет сопоставить длину листовых пластинок со скоростью и продолжительностью их роста и общей длиной листьев.

Длина листьев у яровых побегов тимофеевки изменяется по одновершинной кривой в результате недоразвития листовых пластинок у последних листьев. Длина листовых влагалищ, напротив, возрастает от листа к листу, достигая наибольшей величины именно у последних листьев побега. Это увеличение длины влагалищ не может, однако, возместить уменьшение общей длины листьев, вызванного недоразвитием листовых пластинок. Характерно, что недоразвитие листовых пластинок начинается при все возрастающей скорости роста растений: среднесуточные приросты от 1-го к 10-му листу увеличиваются в 10 раз (с 0.4 до 4.0 см/сут.). Ускорение роста начинается с 3-го листа, одновременно ускоряется темп заложения листовых примордиев на апексе и пластохрон сокращается с 3.2 дня (3—7-й листовые зачатки) до 1.3 дня (8—16-й листовые зачатки), что можно рассматривать как подготовку побега к репродуктивной фазе развития. Некоторое сни-

жение скорости роста у 7-го и 8-го листьев в нашем примере вызвано резким похолоданием в этот период (до 8°). Максимальная скорость роста —4.8 см в сутки — отмечена у последних листьев побега.

Большие суточные приросты и хорошо развитые влагалища последних листьев побега не позволяют говорить об их недоразвитии из-за недостаточного снабжения элементами питания, которое наступает в результате конкуренции со стороны формирующегося соцветия, как это принято счи-

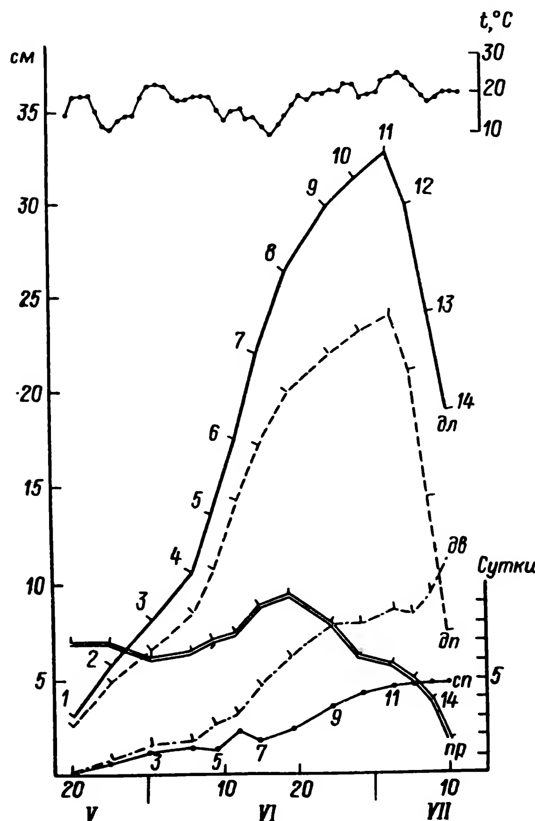


Рис. 1. Рост листьев на главном побеге у *Phleum pratense* L. при посеве 4 V 1973.

По левой оси ординат — длина листьев и средние суточные приросты (в см), *по правой* — продолжительность роста в сутках. *сп* — суточные приросты листьев, *пр* — продолжительность роста листовых пластинок, *дв* — длина влагалищ, *дп* — длина пластинок, *дл* — длина последовательных листьев; *верхняя кривая* — среднесуточные температуры; 1-й, 2-й, . . ., 14-й — листья главного побега.

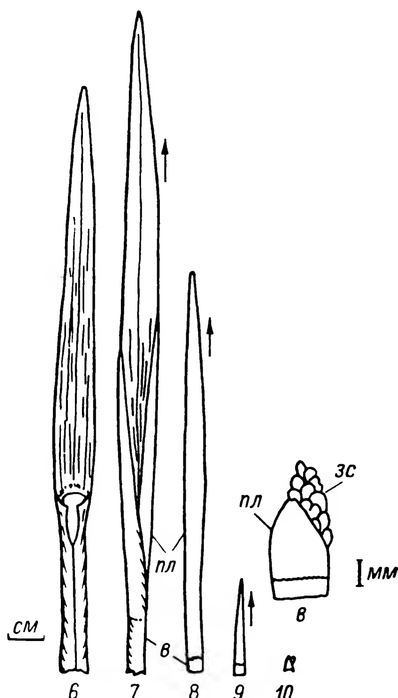


Рис 2. Ранняя дифференцировка пластинки и влагалища у листовых примордиев во время формирования соцветия.

Стрелкой обозначены растущие листья; *пл* — пластинка, *в* — влагалище, *зс* — зачаточное соцветие; *6—10* — последовательные листья.

тать (Добрынин, 1960, 1969; Лебедев, 1968; Казарян, 1969 : 22). Объяснить это явление позволяют наблюдения за продолжительностью роста листьев и данные морфологического анализа терминальной почки побега.

Как видно из графика (рис. 1), продолжительность роста листовых пластинок у 1—9-го листьев побега примерно одинакова и равна 7 дням. Небольшое увеличение периода роста 7-й и 8-й листовых пластинок вызвано, видимо, похолоданием, которое привело к снижению скорости их роста.

Начиная с 10-го листа периоды роста листовых пластинок постепенно уменьшаются. У пластинки последнего, 14-го листа, период роста всего 1.8 дня.

Морфологический анализ терминальной почки побега показал, что сокращение периода роста листовых пластинок может быть связано с очень ранним заложением зоны лигулы у листовых зачатков в период формирования соцветия на апексе. Как видно из рис. 2, листовой зачаток длиной

4 мм, окружающий соцветие, уже разделен на пластинку и влагалище. Зона язычка видна и у предпоследнего, интенсивно растущего листа, пластинка которого во взрослом состоянии также несколько редуцирована. У растущих листьев вегетативного побега зона клеток, разделяющих пластинку и влагалище, становится видимой значительно позже и листовой зачаток какое-то время растет как единое целое (рис. 5).

Морфологическая дифференцировка листового зачатка у злаков исследована весьма слабо. Насколько нам известно, этот вопрос освещен (попутно) лишь в нескольких работах, причем одних авторов интересовал процесс развития лигулы (Sharman, 1941; Kaufman, 1959; Добрынин, 1969), а других — заложение пояса мелких паренхимных клеток на границе пластинки и влагалища безотносительно к формированию самой лигулы (Soper, Mitchell, 1956). Так, Шармен исследовал развитие листа у кукурузы и некоторых других злаков и пришел к выводу, что лигула формируется во время интенсивного роста листового зачатка. Кауфман у риса наблюдал дифференцировку листового зачатка на третьем пластохроне после его возникновения на апексе. Г. М. Добрынин показал, что у озимой пшеницы при мелкой заделке семян зона лигулы 1-го листа формируется в период его интенсивного роста и при длине в 1.5 см, а при глубокой заделке семян — при длине листа в 4 см. По Соупер и Митчеллу, у райграса пастбищного пояс мелких паренхимных клеток на границе пластинки и влагалища появляется у листового зачатка длиной в 1 см и более. Данные этих авторов приведены в сводке Барнарда (Barnard, 1964 : 59). По нашим данным (Рытова, 1972а), у овсяницы луговой в покоящихся почках первый листовой зачаток длиной около 1 мм уже расчленен на пластинку и влагалище.

Анализ приведенных выше работ позволяет утверждать, что дифференцировка молодого листа начинается при весьма различной его длине, а следовательно, и интенсивности роста. Иными словами, рост и дифференцировка листа могут смещаться относительно друг друга. При этом важно подчеркнуть следующее: деятельность интеркалярной меристемы в основании пластинки листа прекращается через некоторое время после заложения зоны лигулы и вычленения зачаточного влагалища. Поэтому раннее заложение зоны лигулы (раннее по отношению к размерам листового зачатка и началу его интенсивного роста) ограничивает период роста пластинки листа несколькими днями, следующими сразу за его дифференцировкой. Однако в этот период рост не всегда активизируется, что приводит к формированию редуцированных листовых структур.

Кратковременность функционирования интеркалярной меристемы листовой пластинки можно объяснить, исходя из работ В. Б. Иванова (1974). По его данным, клетки верхушечной меристемы корня находятся в потенциально деятельном состоянии только некоторое время. После этого клетки утрачивают способность делиться (независимо от того, прошли они в этот период циклы делений или нет), дифференцируются и входят в состав специализированных тканей корня. Подобное же явление имеет место и в интеркалярной меристеме листа. Зона лигулы, возникнув, отделяет интеркалярную меристему листовой пластинки и ограничивает ее объем. Период потенциальной активности этой меристемы, очевидно, зависит от числа клеток в ней и длительности жизни каждой клетки в качестве меристематической.

Итак, ранняя дифференцировка последних (расположенных перед соцветием) молодых листьев побега ограничивает возможный период их роста несколькими днями (7—8 по нашим данным), причем и эти возможности роста используются лишь частично: например, активный рост последнего листового зачатка начинается через 4—5 дней после его дифференцировки. «Упущенная» возможность роста проявляется в структуре взрослого листа в виде короткой листовой пластинки (а иногда и влагалища).

Возвращаясь к рассмотрению одновершинной кривой листового ряда у моноциклических (яровых) побегов тимофеевки луговой (рис. 1), заключаем: длина 1—10-го листьев побега возрастает в результате увеличе-

ния скорости роста при более или менее постоянных периодах роста каждого листа; редукция последних листьев побега, образующих нисходящую часть кривой, наступает при максимальной скорости их роста вследствие сокращения продолжительности роста, что вызвано более ранней морфологической дифференцировкой листовых зачатков.

Как было показано выше (табл. 1), у растений весеннего посева соцветия на главном побеге заложились после образования различного числа листьев, отчлененных конусом нарастания (9—17). В связи с такой неоднородностью растений определенный интерес представляет сравнение некоторых параметров их роста.

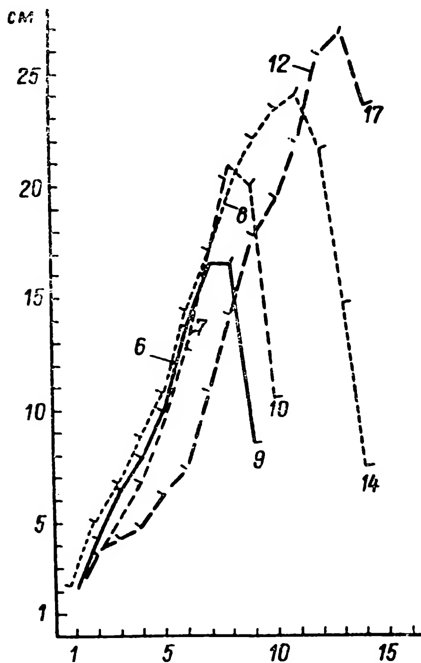


Рис. 3. Длина листовых пластинок у главных побегов *Phleum pratense* L., заложивших соцветия после 9-го, 10-го, 14-го и 17-го листьев.

По оси абсцисс — порядковые номера листьев главного побега; *по оси ординат* — длина листовых пластинок (15—17-й листья на графике не показаны, так как находились в состоянии роста во время взятия растений для морфологического анализа); *6, 7, 8, 12* — листья, во время роста которых началось формирование соцветий (у разных растений).

На графике (рис. 3) изображены кривые, характеризующие длину пла-

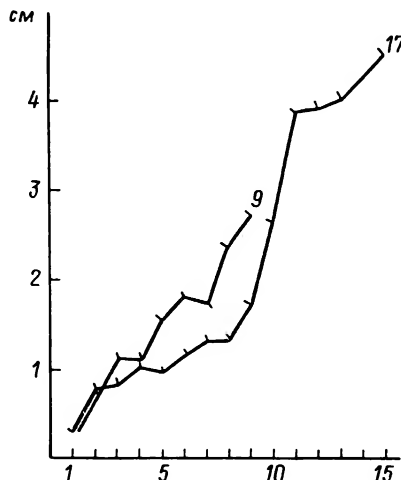


Рис. 4. Скорость роста листьев у растений *Phleum pratense* L. с 9 и 17 листьями до соцветия на главном побеге.

По оси абсцисс — ярусы листьев главного побега; *по оси ординат* — средние суточные приросты листьев (в см).

стинок листьев главного побега в тех случаях, когда соцветие формируется после 9-го, 10-го, 14-го и 17-го листьев. Видно, что в благоприятных условиях роста существует тенденция к увеличению длины каждого последующего листа побега. И только заложение и развитие соцветия сопровождается резкими изменениями в формировании листьев. Можно думать, что факторы, вызывающие заложение соцветия, т. е. быстрый рост апекса, его ветвление (образование новых меристем), стимулируют также более раннее появление новых меристем — зоны лигулы и влагалища — в листовых зачатках. Появление зачатка соцветия независимо от того, после какого листа оно закладывается, сопровождается дифференцировкой ближайших к нему листовых зачатков, что приводит к рассмотренным выше изменениям в процессе их формирования и в строении взрослых листьев.

Обращает на себя внимание и следующий факт (рис. 3). При раннем заложении соцветия (после 9—10-го листа) нисходящая часть кривой листового ряда образована только двумя листьями. Такое же число листьев характерно и для озимых побегов, у которых, как известно, соцветия формируются быстро (рис. 6). Можно думать, что и в первом случае, у яровых побегов с 9—10 листьями, апекс быстро переходит от листообразования к фор-

мированию соцветия. При заложении соцветия после 14—17 листьев нисходящая часть кривой листового ряда значительно длиннее. Она образована 3—4 листьями, что, видимо, связано с более медленными темпами формирования соцветия, при котором листообразование прекращается не сразу.

Сравнительно-морфологический анализ растений с разным числом листьев до соцветия позволяет говорить о широкой амплитуде изменчивости типа развития, строения и функций последовательных листьев главного побега. Исключением являются 1—5-й листья, которые всегда образуют укороченную вегетативную часть побега (розетку) и как бы служат морфологическим выражением ювенильного состояния растения. Возможности развития следующих 6—9 листьев значительно шире — у растений с 13—14-ю и большим числом листьев до соцветия они входят в состав вегетативной розетки, а у скороспелых форм могут быть и листьями соломины. Амплитуда изменчивости 10-го и последующих листьев еще шире — от листьев вегетативной розетки и цветоносной части побега до брактей соцветия.

Очевидно, что конкретный вариант развития любого листа побега (выше 5-го), его строение и функции зависят от положения в вегетативной или репродуктивной частях побега, а последнее связано со скоростью перехода растения к цветению. Это означает, что листовые зачатки злаков мультипотентны. Структура взрослого листа определяется временем возникновения и активностью его интеркалярных меристем. Таким образом, изучение гетерофилии побегов у злаков приводит к сложным проблемам физиологии роста и развития растений, а именно к процессам, регулирующим распределение и функционирование зон роста у растений.

Несколько слов о скорости роста яровых растений с 9 и 17 листьями до соцветия (рис. 4). Сравнивая кривые скорости роста можно сделать следующие заключения: во-первых, у скороспелых растений соцветия закладываются при меньшей скорости роста и, во-вторых, скорость роста у них возрастает гораздо быстрее, чем у позднеспелых (с 17 листьями до соцветия). Так, начиная с 5-го листа, у скороспелых растений скорость роста одноярусных листьев на 10—15 мм больше.

Принято считать, что резкое ускорение роста у злаков в период формирования соцветия является следствием «флоральных» изменений метаболизма растений. Это утверждение справедливо, но лишь отчасти, так как искусственным ускорением роста можно вызвать и более раннее заложение соцветия. Факты такого рода весьма многочисленны. Упомянем лишь некоторые.

Известно, что, выращивая злаки и некоторые другие растения при небольших площадях питания, можно ускорить их развитие и вызвать дружное колошение. При выращивании же растений на больших площадях питания наблюдается сильное варьирование в сроках колошения отдельных растений и в числе листьев до соцветия на их главных побегах (Топорков, 1899; Синская, 1961; Папонов, 1962; Агаев, 1972; Муравьев, 1973, и др.). Суть этих и многих других опытов заключается в том, что у растений, завершающих ювенильную фазу развития и потенциально способных к формированию соцветия, вызывают усиленный рост, подбирая соответствующие «площади питания», а по-существу размещая растения таким образом, чтобы они, разрастаясь, сомкнулись и затенили основания своих же побегов в конце ювенильной фазы. Эффект затенения или этиоляции оснований побегов проявляется в кратковременном ускорении роста листьев, которые растут в этот период.[1] Одновременно значительно удлиняется период их роста. Эти изменения в росте листьев многосторонне влияют на дальнейшее формирование растения. Так, длительный рост листьев коррелятивно тормозит прорастание зрелых боковых почек, расположенных на тех же метамерах, и препятствует появлению новых очередных листьев на побеге из-за строгой очередности их роста. В то же время рост апекса побега усилива-

---

[1] По нашим наблюдениям, у овсяницы луговой быстрый рост листьев продолжался 7—8 дней после смыкания растений, затем суточные приросты снизились (посев 8 VI, площадь питания 6×6 см).

ется, листовые зачатки на нем возникают быстрее и накапливаются, не реализуясь в листья. В результате усиленного роста апекс побега начинает ветвиться, в основании листовых примордиев быстро возникают боковые конусы роста, которые являются первым признаком начала формирования соцветия (Рытова, 1969, 1972б).

Таким образом, переходу растений к репродуктивному развитию способствуют, с одной стороны, ограничение кущения и листообразования, а с другой стороны, — усиление роста уже растущих побегов. Очевидно, что ускорение роста и заложение соцветия связаны в данном случае с перераспределением трофических и регуляторных веществ в растении. Данные о воздействии этих факторов на репродуктивное развитие растений рассмотрены в обзоре Г. Г. Левина (1973).

В благоприятных условиях температуры, влажности и питания такое кратковременное ускорение роста бывает достаточно для стимуляции цветения. Начавшие формироваться соцветия оказывают дальнейшее влияние на ускорение как роста, так и дифференцировки листьев, что приводит к рассмотренным выше изменениям структуры побега.

Скорость роста в этих опытах выступает как фактор, имеющий прямое отношение к регуляции развития растений.

Осенние, а точнее позднелетние посевы были сделаны 8 и 22 VIII. Рассмотрим подробнее формирование растений последнего срока посева.

Массовые всходы тимофеевки посева 22 VIII появились 30 VIII. В конце сентября на главном побеге растений заканчивал рост 4-й лист и появился 5-й. Осенние условия отрицательно повлияли уже на рост 4-го листа; суточные приросты снизились до 0.4 см, а период роста увеличился до 16 дней. Продолжительный рост тем не менее не возместил снижения скорости роста, и лист достиг лишь 8.2 см длины. В течение октября развернулся 5-й лист и появился 6-й. Суточные приросты 5-го листа составили 0.3 см, период роста — 20 дней, длина — 7.5 см. 6-й лист закончил рост поздней осенью или даже зимой (у некоторых растений), когда наблюдения уже не проводились (последнее измерение растений 9 XI; последняя проба для морфологического анализа 11 XII).

Наблюдения были возобновлены 28 III 1973 сразу после таяния снега. У всех растений отмечен слабый зимний рост — длина листьев, ушедших в зиму в растущем состоянии, увеличилась на 1.5—2.0 см, пластинка 6-го листа оказалась отогнутой, появился 7-й лист. Перезимовавшие растения «повзрослели» за зиму на 1—2 листа, хотя высота их при этом уменьшилась на несколько сантиметров из-за появления более коротких зимних листьев и отмирания более длинных осенних.

В местностях с мягким климатом (например, в Англии) число зимних листьев у побега может быть весьма значительным. Так, по данным Лангера (Langer, 1954), у тимофеевки с 15 X по 14 III появились 11 листьев. Рост листьев зимой наблюдали у многих луговых злаков Девис и Колдер (Davies, Calder, 1969). Эти авторы указывают, что скорость появления листьев зависит от температуры и формирование их прекращается при 0°. Зимой процессы роста листьев более длительны и сопровождаются отмиранием старых листьев. Общее число листьев на побеге вследствие этого остается постоянным, что создает ложное впечатление об отсутствии роста.

У листьев, растущих зимой, нами обнаружено весьма интересное явление. На рис. 5 изображены листья перезимовавшего главного побега (проба 28 III). Можно видеть, что растущие листья, даже молодые, скрытые в почке побега, расчленены на пластинку и влагалище.

Выше было показано, что раннее вычленение зоны лигулы и зачаточного влагалища у молодого листа (раннее по отношению к размерам листа и началу его интенсивного роста) ограничивает возможный период роста, что приводит к недоразвитию пластинки, а затем и влагалища листа.

Это положение подтвердилось и в данном случае. Первые два весенних листа — 7-й и 8-й в нашем примере — оказались короче осеннего и даже зимнего листьев (или равны им у некоторых растений, что зависит

от размеров листьев до наступления холодов). Заметное увеличение листовой пластинки начинается только с 9-го листа, у которого зимой листовой зачаток не успел дифференцироваться.

При разных сроках посева или у побегов разного возраста одного и того же растения листья любого яруса и длины могут уйти в зиму в состоянии роста. Очевидно, что зимой у всех растущих листьев как рост, так и морфологическая дифференцировка замедляются, но все же последний процесс опережает рост, поэтому весной на каждом побеге появляется несколько коротких листьев.

О коротких весенних листьях у разных видов злаков сообщают многие авторы (Etter, 1951; Ryle, 1964; Лебедев, 1968; Бакулина, 1973, и др.), и можно думать, что это явление достаточно широко распространено.

В начале вегетации рост растений в высоту отсутствует; более того, побеги как бы укорачиваются вследствие того, что длинные осенние листья сменяются короткими зимне-весенними, у которых листовые пластинки сильно отгибаются. Наступает весеннее зеленение растений, которое усиливается благодаря появлению одного-двух новых боковых побегов у многих перезимовавших побегов.

В апреле на главных побегах развернулось по 4 новых листа и заложилось по 7—8 листовых примордиев. 1—3 V на сравнительно коротких конусах нарастания (всего с 8—9 примордиями) началось быстрое формирование соцветия. У разных растений соцветия на главном побеге заложились после 14—19 листьев [2] (табл. 2). В это же время отмечено ускорение роста растений в высоту.

ТАБЛИЦА 2

Распределение растений по числу листьев на главном побеге (до соцветия). Посев 22 VIII 1972

Число листьев до соцветия	14	15	16	17	18	19
Число растений, %	6.7	—	26.6	46.6	13.4	6.7

График изменения длины последовательных листьев, скорости и продолжительности их роста (рис. 6) составлен по средним данным для 7 растений с 17-ю листьями до соцветия. Видно, что длина листьев у озимых побегов изменяется по двувершинной кривой. Первая часть кривой характеризует вегетативную фазу развития побега до перезимовки. Подъем кривой связан с увеличением скорости роста от 1-го к 3-му листу при относительно равных периодах роста. Очевидно, что нисходящая часть кривой определяется неблагоприятными для роста осенними условиями. Соотношения скорости и продолжительности роста у листьев, образующих эту часть кривой, совершенно иные: скорость роста снижается, а период его увеличивается. Напомним, что нисходящая часть кривой, образованная листовой серией побега в репродуктивной фазе развития, обусловлена, напротив, сокращением периодов роста листовых пластинок при все возрастающей скорости роста листьев.

Второй подъем кривой (рис. 6) характеризует листовую серию перезимовавшего побега. Ход изменения длины листьев и продолжительности их роста аналогичен рассмотренным выше для ярового побега и определяется формированием соцветия. Здесь также подчеркнем неуклонное нарастание скорости роста в предгенеративный период и сокращение продолжительности роста последних листьев побега.

Боковые побеги тимофеевки луговой, как и главный, могут развиваться по типу яровых или озимых в зависимости от условий роста растений.

---

[2] У растений посева 8 VIII до соцветия на главном побеге сформировалось от 17 до 22 листьев.

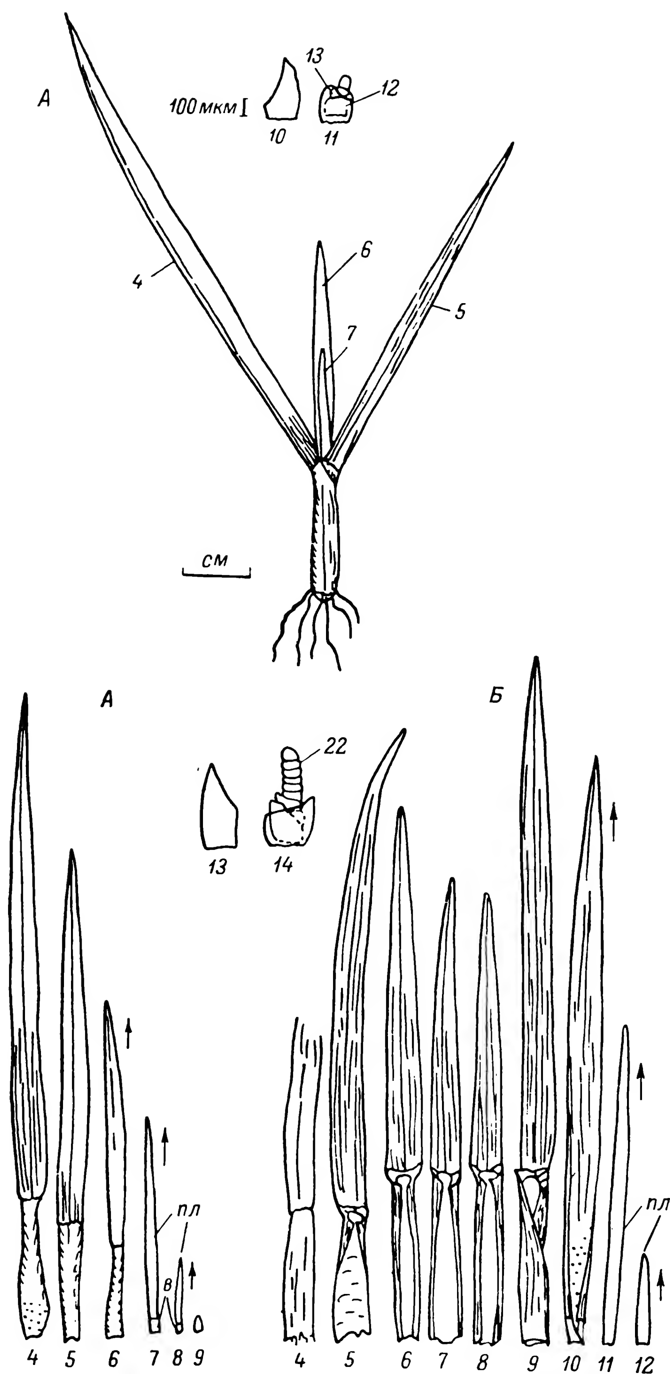


Рис. 5. Листья главного побега *Phleum pratense* L. весной (посев 22 VIII 1972).

А — сразу после таяния снега (28 III 1973); *Б* — после месяца активного роста (29 IV); *стрелками* обозначены растущие листья; *пл* — пластинка; *в* — влагалище листа; *4, 5, . . . 12* — листья главного побега (отмершие 1—3-й листья и боковые побеги удалены); *13—22* — листовые примордии.

Листовые серии боковых побегов образуют соответствующие «биологические» кривые, аналогичные рассмотренным выше для главных побегов. Особенностью боковых побегов является то, что первые листья у них часто имеют вид чешуевидных (без листовой пластинки) или переходных (с короткой пластинкой) листовых образований.

Как показали наши наблюдения, особенности строения низовых листьев побегов связаны с разной продолжительностью прорастания боковых почек, из которых они развиваются.

На рис. 7 схематически изображены первые листья боковых побегов одного порядка и яруса у 26 растений тимофеевки луговой. Прежде чем рассматривать данные графика, напомним, что момент созревания боковой почки (окончание эмбрионального периода ее формирования) мы связываем с завершением апикального роста у первого листового зачатка почки

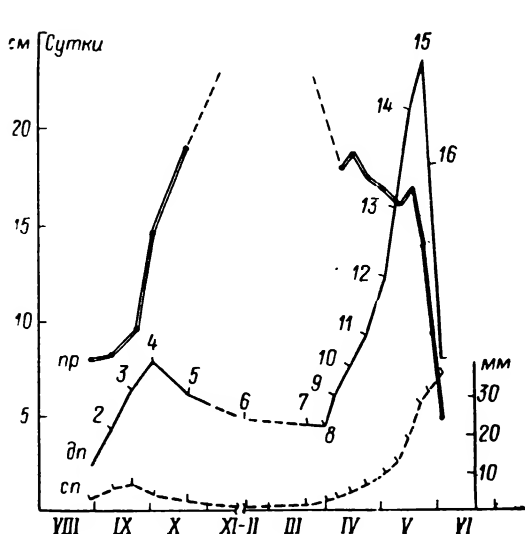


Рис. 6. Рост листьев на главном побеге у *Phleum pratense* L. при посеве 22 VIII 1972.

По оси ординат — длина листьев (в см) и продолжительность роста; *сп* — суточные приросты листьев (в мм); *дп* — длина листовых пластинок последовательных листьев главного побега; *пр* — периоды роста листовых пластинок; *1, 2, . . ., 17* — листья главного побега.

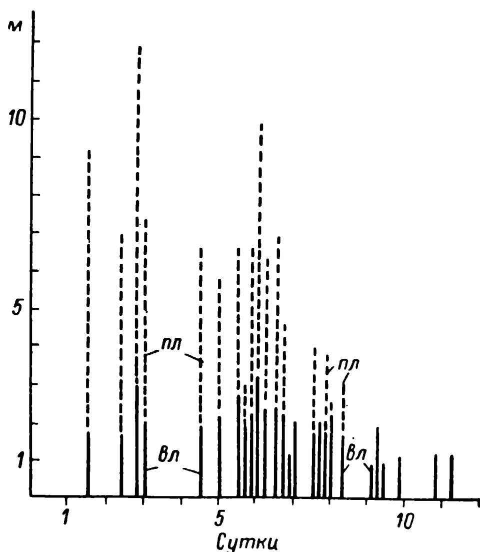


Рис. 7. Строение 1-го листа у боковых побегов *Phleum pratense* L. в связи с продолжительностью прорастания почек, из которых они формируются.

пл — пластинка, *вл* — влагалище листа. *По оси абсцисс* — продолжительность прорастания почек, *по оси ординат* — длина 1-го листа.

(не считая предлиста). У свободно размещенных растений созревание почки совпадает с окончанием роста пластинки прилегающего к ней сверху листа материнского побега. После этого начинается следующий период в жизни почки — прорастание (Рытова, 1972а).

Как видно на рис. 7, почки одного и того же порядка и яруса (II^5 в нашем примере) у разных растений прорастали от 1.5 до 11 дней. При быстром прорастании зрелой боковой почки побег, который из нее развивался, имел нормально развитый 1-й лист с длинной листовой пластинкой. По мере задержки прорастания почки у побега формировались все более короткие первые листья. Каждые сутки задержки прорастания боковых почек тимофеевки вызывали сокращение длины листьев примерно на 0.8—1.0 см сначала у 1-го, а затем и у других; в результате формировались так называемые чешуевидные и переходные листья побега.

Выше на примере последних (перед соцветием) листьев побега было показано, что ранняя дифференцировка листового зачатка ограничивает период активности интеркалярной меристемы зачаточной пластинки несколькими днями, по истечении которых ее рост становится невозможным. То же явление имеет место и в боковых почках при длительном прорастании или покое: листовые зачатки один за другим дифференцируются

в почке, после чего в той же последовательности утрачивают способность расти.

Изучение структуры боковых побегов у многих видов злаков (Пошкурлат, 1941; Артамонова, 1963; Серебрякова, 1971, 1974) и процесса формирования побегов у тимофеевки луговой и овсяницы луговой (Рытова, 1972а) позвляет сделать вывод о том, что по крайней мере у рыхлокустовых злаков все варианты строения первых листьев боковых побегов зависят от степени совпадения во времени двух процессов: заложения временных зон интеркалярного роста у листовых зачатков и их активного функционирования.

Как известно, Н. П. Кренке (1940) рассматривал видоизмененные первые листья боковых побегов как результат омоложения при формировании почек, так как эти листья по многим признакам сходны не с кроющим листом материнского побега, а с нижерасположенными на побеге, т. е. более молодыми. Д. А. Сабинин (1963 : 136), возражая Кренке, доказывал (на примере чайного куста), что недоразвитые листовые образования побега всегда появляются в результате задержки роста почки и соответствующей детерминации в ней листовых зачатков. Наши данные (см. рис.7 и др.) позволяют сделать вывод о том, что у рыхлокустовых злаков «омоложение» первых листьев боковых побегов является по существу результатом преждевременного (до начала роста) старения (дифференцировки) листовых образований в почке в период задержки ее активного роста.

Вопрос о детерминации структуры листьев весьма сложен и, по-видимому, не может быть решен однозначно для разных групп растений. У рыхлокустовых злаков морфологическим выражением процесса детерминации мы считаем возникновение определенных, но временных зон роста у листового зачатка. Зачаток листа у них всегда детерминирован как зеленый двучленный лист благодаря возникновению зоны лигулы, разделяющей первоначально единую зону роста листового зачатка на две: зону роста пластинки и зону роста влагалища.

Строение взрослого листа, как было показано выше, зависит от следующего за детерминацией этапа развития листа, а именно от периода интенсивного роста или от реализации возможностей, полученных листовым зачатком при детерминации.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. (1972). Новые данные о влиянии плотности популяции на развитие однолетних растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 72, 3. — Аксенова Н. Т., Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Артамонова И. К. (1963). Некоторые особенности вегетативного возобновления *Poa longifolia* Trin. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Артамонова И. К. (1968). Формирование дерновины луговика извилистого (*Deschampsia flexuosa* (L.). Trin.) в условиях высокогорий Кавказа. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 5. — Бакулина Э. В. (1973). Некоторые закономерности онтогенеза побега *Bromus benekenii* (Lange) Trin. Бот. ж., 58, 1. — Добрынин Г. М. (1960). Некоторые вопросы биологии злаков. В кн.: Вопросы сенокосно-пастбищн. хоз., Л. — Добрынин Г. М. (1969). Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. — Иванов В. Б. (1974). Клеточные основы роста растений. — Казарян В. О. (1969). Старение высших растений — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений. — Лебедев П. В. (1968). Проявления морфогенеза луговых злаков. Уч. зап. Уральск. гос. унив., 73, сер. биол., 4. — Левин Г. Г. (1973). Некоторые соотношения внешних и внутренних факторов в развитии растений. Бот. ж., 58, 5. — Муравьев С. А. (1973). Стеблеотбор в злаковом фитоценозе. — Папонов А. Н. (1962). Влияние площади питания и плодородия почвы на урожай и особенности развития растений. Автореф. дисс. — Пошкурлат А. П. (1941). Строение и развитие дерновины чия. Уч. зап. Московск. гос. пед. инст. им. В. И. Ленина, 30, каф. бот., 1. — Рытова Н. Г. (1969а). О морфогенезе *Festuca pratensis* Huds. в год посева. Бот. ж., 57, 5. — Рытова Н. Г. (1972а). Связь между продолжительностью прорастания почек и строением побегов у *Festuca pratensis* Huds. Бот. ж., 57, 11. — Рытова Н. Г. (1972б). Формирование луговых злаков в травостоях разной густоты (на примере овсяницы красной). Сельхоз. биол., 7, 2. — Сабинин Д. А. (1963). Физиология развития растений. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез

побегов и эволюция жизненных форм злаков. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1974). Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. Тр. МОИП, 51. Проблемы филогении высших растений. — С и н н о т Э. (1963). Морфогенез растений. — С и н с к а я Е. Н. (1961). Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. В кн.: Проблема популяций у высших растений.— Т о п о р к о в С. (1899).К биологии озимой пшеницы. Сельск. хоз. и лесовод., 192, 1—3. — Ч е л ь ц о в а Л. П., Л. В. А в е т и с о в а. (1974). Рост растений пшеницы в вегетативной фазе при весеннем и осеннем посевах. Сельхоз. биол., 9, 4.— Ш а и н С. С. (1954). Значение света для прохождения стадии яровизации. Агробиология, 2. — B a r n a r d C. (1964). Form and structure. In: Grasses and grasslands. — C o c k s B. (1958). The influence of date of sowing and of strain on head production in timothy. J. Brit. Grassland. Soc., 13, 2. — D a v i e s A., D. M. C a l d e r. (1969). Patterns of spring growth in swards of different grass varieties. J. Brit. Grassland. Soc., 24, 3. — E t t e r A. G. (1951). How Kentucky bluegrass grows. Ann. Missuor. bot. garden, 38, 3. — K a u f m a n P. B. (1959). Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. Phytomorphology, 9, 3. — L a n g e r R. H. M. (1954). A study of leaf growth in timothy (*Phleum pratense* L.). J. Brit. Grassland. Soc., 9, 4. — L a n g e r R. H. M., G. J. A. R y l e. (1959). The effect of time of sowing on flowering and fertile tiller production in S-48 timothy. J. Agr. Sci., 53, 2. — M i l t h o r p e F. L. (1956). The relative importance of the different stages of leaf growth in determining the resultant area. In: The growth of leaves. — M i l t h o r p e F. L. (1959). Studies on the expansion of the leaf surface: I. The influence of temperature. J. Exper. Bot., 10, 29. — R y l e G. J. (1964). A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. J. Brit. Grassland. Soc., 19, 3. — S h a r m a n B. C. (1941). Development of the ligula in *Zea mays* L. Nature, 147, 641. — S o p e r K., K. J. M i t c h e l l. (1956). The developmental anatomy of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). New Zeland. Sci. Techn., 37A, 6. — W i l l i a m s R. F. (1964). The quantitative description of growth. In: Grasses and grasslands.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 4 XI 1974.

SUMMARY

As a rule, the parts of leaves in grasses — the blade and the sheath — are formed in the process of its active growth. But during critical periods of shoot's life, such as sprout of lateral bud into a tiller, hibernation of shoot and the beginning of reproductive phase, the differentiation of leaf parts takes place before the start of intensive growth, and this limits the possible period of growth by 7—10 days. During this period the growth is not always activized, which results in formation, of reduced leaf structures: cataphylls at the base of the tiller, flag-leaf of culm and 2—3 short leaves during resumption of growth in spring. The number of leaves before the inflorescence varies from 9 to 22 at different terms of sowing, and due to that the structure and function of leaves in one and the same layer are changed. The author supposes that a definite rate of growth, stimulated in this way or other, has direct connection with the regulation of reproductive development.

УДК 581.84[581.45+581.48]582.796

А. С. Дариев

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ТРИБЫ *HIBISCEAE*. VII—X. СТРОЕНИЕ ЛИСТА И СПЕРМОДЕРМЫ У ВИДОВ *KYDIA* ROXB., *JULOSTYLIS* THWITES, *DICELLOSTYLES* BENTH., *DECASCHISTIA* WIGHT. *(MALVACEAE)*

A. S. DARIEV. COMPARATIVE ANATOMICAL INVESTIGATION OF THE TRIBE HIBISCEAE. VII—X. STRUCTURE OF LEAF AND SPERMODERM IN SPECIES OF *KYDIA* ROXB., *JULOSTYLIS* THWAIT., *DICELLOSTYLES* BENTH. AND *DECASCHISTIA* WIGHT. (*MALVACEAE*)

Изучено анатомо-морфологическое строение листа, спермодермы и зародыша у 8 видов трибы *Hibisceae*, принадлежащих к 4 родам. В пределах изученных родов установлен общий для трибы *Hibisceae* план строения пластинки листа и зародыша. Выявлены и отличительные особенности, которые могут служить дополнительными признаками при их определении. У родов *Julostylis* и *Dicellostyles* констатированы гипостоматный лист, парацитный тип устьичного аппарата и наличие прерывистой однослойной паренхимы наружного интегумента спермодермы; у *Kydia* отмечены преобладание парацитного типа устьичного аппарата, амфистоматный лист, отсутствие паренхимы в наружном интегументе, за исключением *K. jujubifolia*, у которой лист является гипостоматным, а наружный интегумент кожуры семени имеет прерывистую однослойную паренхиму; у рода *Decaschistia* установлено преобладание анизоцитного типа устьичного аппарата и отсутствие паренхимы в наружном интегументе спермодермы. Строение спермодермы, жизненная форма и тип устьичного аппарата позволяют предположить, что роды *Julostylis*, *Dicellostyles* близкородственные и сравнительно древние, *Decashistia* — продвинутый, *Kydia* — промежуточный между первыми и последним родами. По большинству признаков строения названных органов изученные роды безусловно относятся к трибе *Hibisceae*.

Данная работа является продолжением нашего исследования анатомо-морфологического строения представителей трибы *Hibisceae* Reichb. сем. *Malvaceae* Juss. (Дариев, 1965, 1971, 1972а, б, в, г, 1974а, б). В последнее время рядом авторов (Reeves, 1936; Fryxell, 1968, и др.) предпринимались попытки выделить из этой трибы самостоятельную трибу *Gossypieae* в составе 8 родов: *Thespesia* Sol. ex Corr., *Hampea* Schlecht., *Gossypium* L., *Gossypioides* Skov. ex Hutch., *Kokia* Lew., *Cephalohibiscus* Ulbr., *Cienfugosia* Cav., *Lebronnecia* Fosb. Основанием для этого послужили обратноконусовидная форма зародыша, наличие госсиполовых железок в семядолях [1] и паренхимы в наружном интегументе (многослойный наружный интегумент) у названных 8 родов, тогда как у других представителей трибы *Hibisceae* госсиполовые железки в семядолях отсутствуют, форма зародыша почковидная, паренхима в наружном интегументе отсутствует (двухслойный наружный интегумент).

Попытка разделить трибу *Hibisceae* на две самостоятельные трибы была предпринята еще Алефельдом (Alefeld, 1861), придававшим систематическое значение «темным точкам» (госсиполовым железкам) в семядольных листьях и форме зародыша. Он первым объединил роды *Gos-*

[1] Наличие госсиполовых железок в органах зародыша обусловливает их образование во всех органах (особенно в листьях и стеблях) взрослого растения (Webber, 1938; Fryxell, 1968).

sypium L., *Fuegosia* Juss. (*Cienfuegosia* Cav.), *Thespesia* Sol. ex Corr., *Sturtia* R. Br. (*Gossypium* L.), *Azanza* Alef. (*Thespesia* Sol. ex Corr.) в отдельную трибу *Cossypiidae*. Однако в последующих публикациях работа Алефельда не принималась во внимание и вопрос о систематическом значении названных признаков до настоящего времени остается нерешенным.

Со времени Алефельда сведения по анатомии некоторых представителей сем. *Malvaceae* были пополнены (Dumont, 1887; Kuntze, 1891; Lewton, 1925; Reeves, 1936; Webber, 1938; Rao, 1952; Мокеева, 1960; Дариев, 1965, 1971, 1972а, б, в, г, 1974а, б, и др.). Однако у интересующей нас трибы *Hibisceae* (включая *Gossypieae*) анатомическое строение исследовано лишь у небольшого числа видов. Между тем для более полного представления о систематике и филогении этой трибы, составляющей почти одну треть всего видового разнообразия *Malvaceae*, необходимы сведения об анатомическом строении вегетативных и генеративных органов ее видов.

Задача настоящей работы — выявить признаки отличия и сходства между родами *Kydia*, *Dicellostyles*, *Julostylis*, *Decaschistia* и сравнить их с таковыми у ранее исследованных нами и другими авторами родов из триб *Hibisceae* и *Gossypieae* (Reeves, 1936; Fryxell, 1968; Дариев, 1971, 1972 а, б, в, г, 1974а, б).

Для выяснения родственных отношений, древности или продвинутости того или иного вида мы опирались на качественные признаки в строении листа и спермодермы, ценность которых для покрытосеменных была отмечена в ряде работ (Reeves, 1936; Stace, 1965; Тахтаджян, 1966; Fryxell, 1968; Меликян, 1972, и др.).

Изученные роды распространены в тропиках Азии, главным образом в Индии, Индокитае, на Цейлоне (республика Шри Ланка), в Гималаях. Виды *Kydia* распространены в Индии, в холмистых местностях гор Нильгири и на Коромандельском берегу Индийского океана, в Гималаях и Индокитае (Roxburgh, 1819; Wight, 1834, Kearney, 1951; Hutchinson, 1967), где годовая сумма осадков в среднем равна 2000 мм. Виды *Kydia* — кустарники, реже — деревья. У *K. jujubifolia* и *K. glabrescens* листья цельные, широкояйцевидные, у *K. calycina* — 3—5-лопастные, у основания слабосердцевидные, с 5-пальчатым жилкованием; у *K. glabrescens* — голые, у других видов густо опушены звездчатыми волосками.

Виды родов *Julostylis* и *Dicellostyles* — небольшие деревья, распространены на о. Цейлон, в Восточной и Южной Индии и в Гималаях (Бутан) (Thwaites, 1864; Hutchinson, 1967) на высотах порядка 1500 м над ур. м. с годовой суммой осадков 1000—2000 мм. Листья у *J. angustifolia* — цельные, ланцетовидные, у *D. axillaris* — от цельных до слабо 3-лопастных, широкояйцевидные с заостряющейся верхушкой. Растения этих двух видов голые, лишь у *J. angustifolia* иногда встречаются звездчатые волоски.

Виды *Decaschistia* распространены главным образом в Индии, на о. Цейлон, в Индонезии; это кустарники и травы (Wight, 1834; Hutchinson, 1967). Листья изученных видов кожистые, цельнокрайные или неправильнозубчатые, бархатистоопушенные коротколучевыми и длиннолучевыми звездчатыми волосками. У *D. crotonifolia* и *D. harmandii* листья цельные, яйцевидные, у *D. trilobata* — 3-лопастные, у основания слабосердцевидные.

Семена видов изучаемых родов почковидные.

Эта группа родов изучена чрезвычайно слабо; кроме немногих вышеприведенных сведений по их морфологии и географическому распространению, других литературных данных нет.

Материал и методика

По сводке Хатчинсона (Hutchinson, 1967) род *Kydia* насчитывает 2 или 3 вида, род *Julostylis* — 1 вид, *Dicellostyles* — 2, *Decashistia* — 16 видов. У *Kydia* и *Julostylis* изучено строение листа и спермодермы всех видов, у *Dicellostyles* — одного, у *Decaschistia* — трех видов.

Перечень исследованных видов и их распространение: *Kydia calycina* Roxb. — Индия, Коромандельский берег, горы Нильгири; *K. glabrescens* Mast. — Индокитай, Гималаи; *K. jujubifolia* Griff. — Индокитай, Гималаи; *Julostylis angustifolia* Thwites — о. Цейлон, Индия; *Dicellostyles axillaris* Benth. — тропическая Азия; *Decaschistia trilobata* Wight — тропическая Азия; *D. harmandii* Wight — Южная Индия (высокие холмы в штате Майсур); *D. crotonifolia* Wight — Индонезия (о-ва Мадура).

Исследовался гербарный материал из Гербария Ботанического института АН СССР и живой материал — из оранжереи этого же института. Листья гербарных образцов предварительно разваривались в смеси глицерина с водой, семена намачивались в теплой воде. У каждого вида изучалось строение 3—5 листьев и 5—7 семян. Поперечные срезы средней части листа, его черешка, спермодермы и зародыша (семядольных листьев и оси) приготавливались от руки и на замораживающем микротоме. Для окраски элементов проводящих пучков листа применялся слабый раствор сафранина, для выявления кутикулы на стенках эпидермы листа и спермодермы — судан III. Для каждого типа ткани на одном препарате делалось 10—15 измерений. Препараты зарисовывались с помощью рисовального аппарата РА-6, микрофотографии сняты фотокамерой Зенит-3М.

Строение листа

Листья видов изученных родов средней толщины (120—220 мкм). Наибольшую толщину имеет пластинка листа у *Decaschistia trilobata*, *Kydia calycina* и *Dicellostyles axillaris*, наименьшую — *K. jujubifolia*, а другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение. В мезофилле [2] госсиполовые железки отсутствуют; в отличие от ранее исследованных нами родов из трибы *Hibisceae* (Дариев, 1965, 1971, 1972 а, б, в, г, 1974а, б) лист отчетливо дорсовентральный, с однослойной палисадой. Исключением является вид *Kydia jujubifolia*, мезофилл которого не имеет типичной палисадной ткани: клетки хлоренхимы с верхней стороны листа короткие, многие из них по форме и размерам напоминают клетки губчатой ткани (рис. 1, *б*, *1*). У подавляющего большинства видов толщина слоя палисады составляет менее половины его толщины (см. таблицу на вклейке). У видов *Decaschistia* мезофилл (особенно его губчатая паренхима) сравнительно крупноклетный и малослойный, у *Kydia jujubifolia* также малослойный, но клетки его мелкие, у других видов мелкоклетность мезофилла сочетается с его малослойностью (см. таблицу.) Несмотря на эти различия между видами, им всем свойственна губчатая ткань с развитыми межклетниками, достигающими 30—40% объема. У видов *Kydia* и *Julostylis* среди тканей листа имеются идиобласты с пакетами кристаллов (рис. 1, б, 1пк) и гигантские друзы оксалата кальция (рис. 1, б, 2, 3, 4, д). Слизевые клетки в эпидерме и вместилища различной величины в мезофилле обычны у большинства видов; особенно их много у *Kydia calycina* и *Decaschistia harmandii*, не обнаружены они только у *Julostylis angustifolia*.

Клетки покровной ткани неодинаковых размеров — верхняя эпидерма сравнительно крупноклетная и число клеток на 1 мм^2 колеблется от 530 до 1300. Лишь у *Julostylis angustifolia* она более или менее мелкоклетная; число эпидермальных клеток достигает 1660 на 1 мм^2 (см. таблицу). Очертания стенок прямолинейные (рис. 1, *а*, *1*, *2*, *4*), извилистые (рис. 2, *а*, *1*) или слабоизвилистые (рис. 1, *а*, *3*; рис. 2, а, *2*, *3*, *4*), проекция их площади многоугольная (рис. 1, *а*, *1*, *2*, *4*), слегка вытянутая или эллиптическая (рис. 1, *а*, *1*). У трех из восьми рассматриваемых видов устьица на верхней эпидерме не встречаются, у других встреча-

---

[2] У листьев гербарных экземпляров хлоропласты в клетках мезофилла были разрушены, содержимое клеток имело мелкозернистую структуру, отмеченную на рисунках мелкими точками различной густоты.

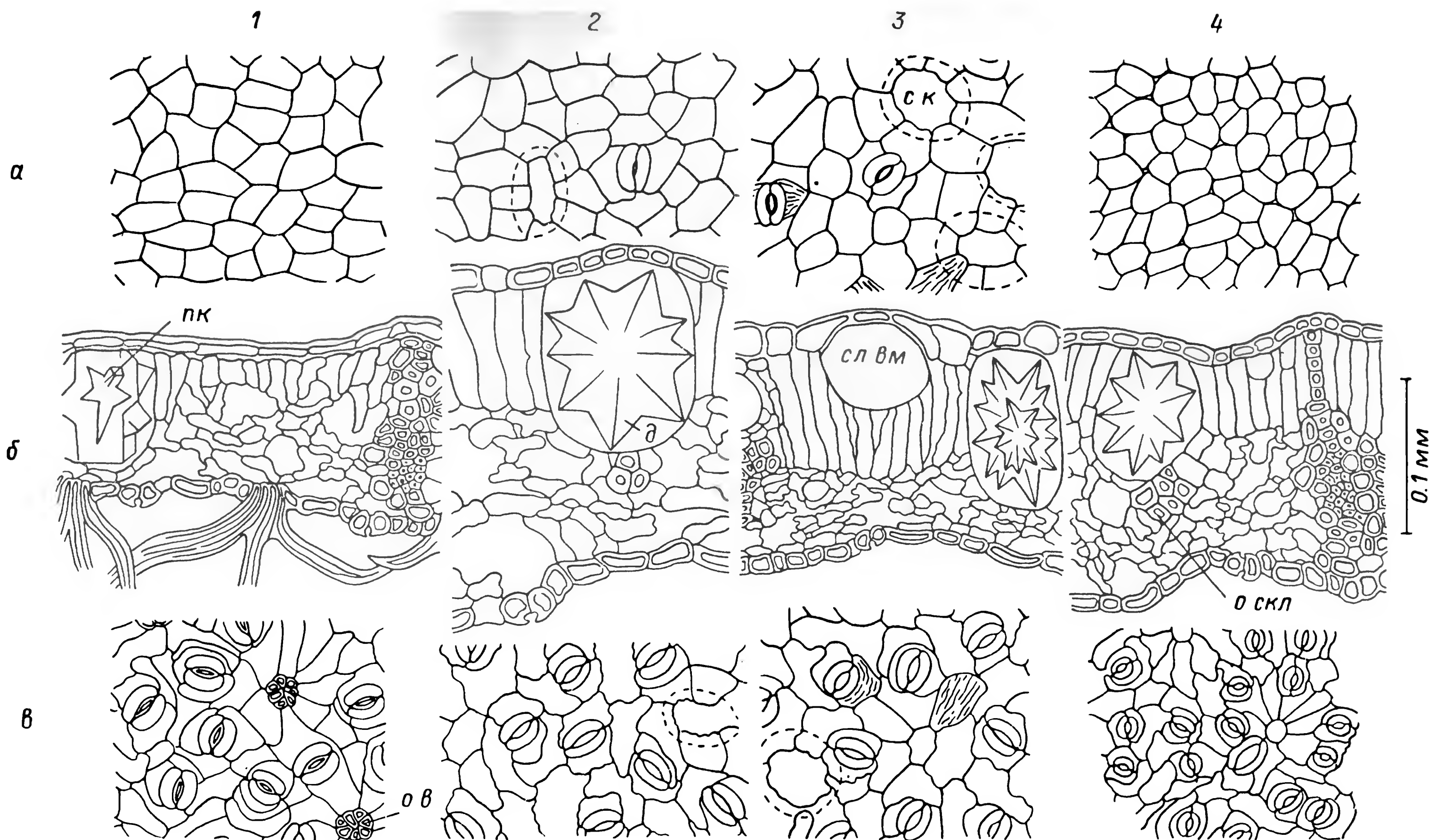


Рис. 1. Строение листа исследованных видов трибы *Hibisceae*.

1 — ***Kydia jujubifolia***, *2* — ***K. glabrescens***, *3* — ***K. calycina***; *4* — ***Julostylis angustifolia***. Обозначения ко всем рисункам: *а* — верхняя эпидерма, *б* — поперечный срез листа, *в* — нижняя эпидерма; *д* — гигантские друзы, *ов* — основание волоска, *о скл* — обособленный склеренхимный тяж, *пк* — пакеты кристаллов; *сл. вм* — слизевое вместилище, *ск* — слизевая клетка.

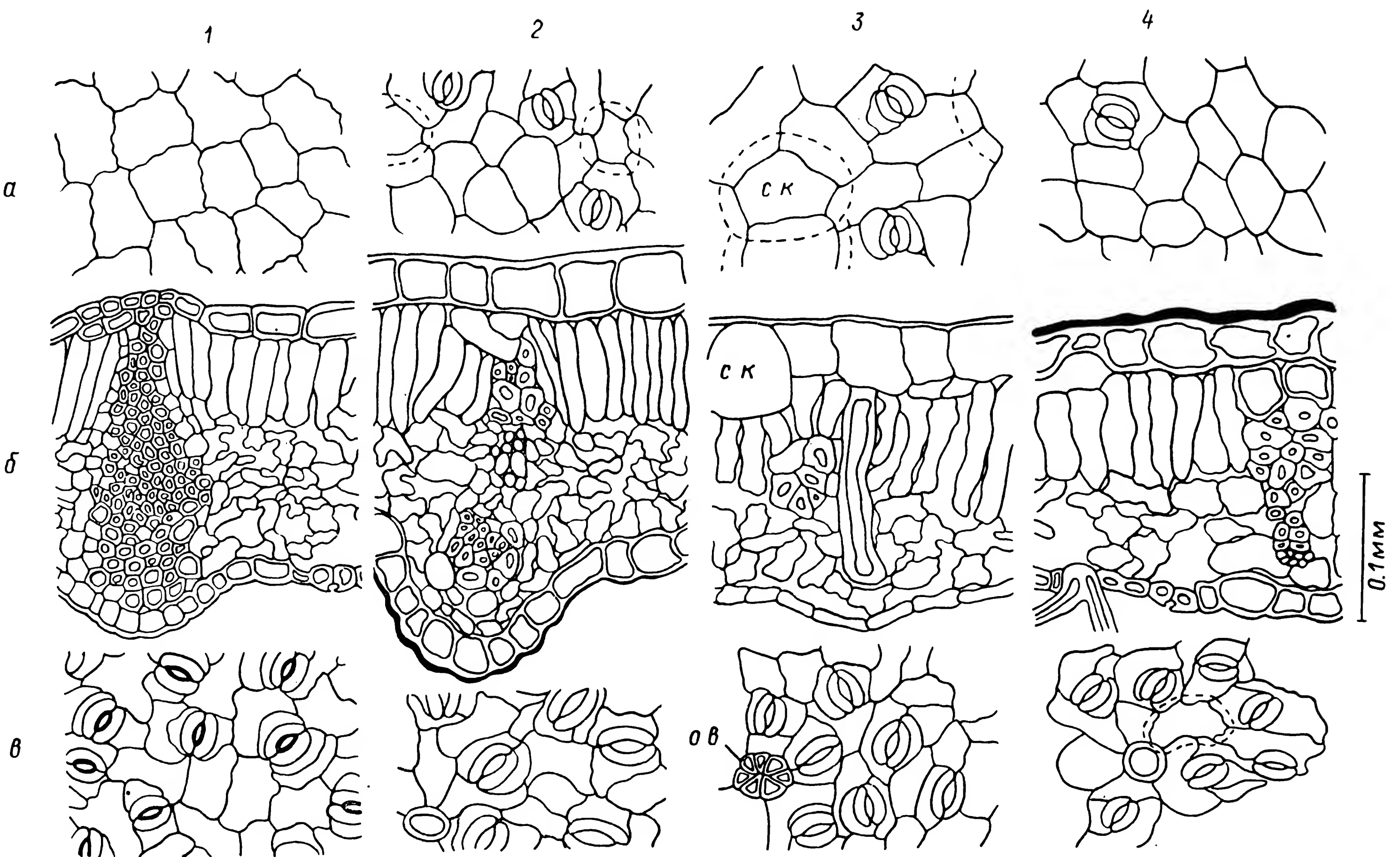


Рис. 2. Строение листа исследованных видов трибы *Hibisceae*.

1 — *Dicellostyles axillaris*, *2* — *Decaschistia trilobata*, *3* — *D. harmandii*, *4* — *D. crotonifolia*. *а* — верхняя эпидерма, *б* — поперечный срез листа, *в* — нижняя эпидерма. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ются в небольшом количестве (см. таблицу). У половины изученных видов нижняя эпидерма подобно верхней, крупноклетная, число клеток не превышает 1200 на 1 мм^2, у других сравнительно мелкоклетная. Наиболее мелкоклетная эпидерма отмечена у *J. angustifolia* (см. таблицу и рис. 1, *а*, *4*, *в*, *4*). Очертания стенок клеток нижней эпидермы у всех видов более или менее извилистые, проекция их площади распластанная или вытянутая (рис. 1, *в*, *1*, *2*, *3*, *4*; рис. 2, *в*, *1*, *2*, *3*, *4*).

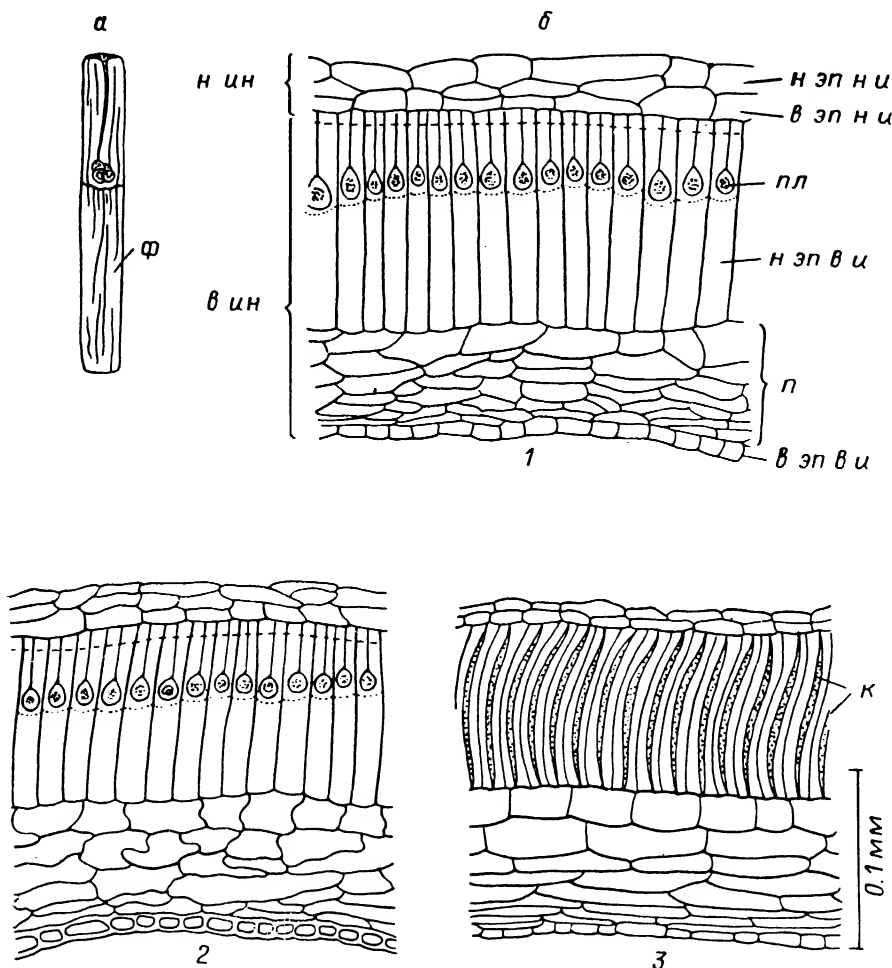


Рис. 3. Строение спермодермы у исследованных видов трибы *Hibisceae*.

а — отдельная клетка палисадного слоя, *б* — наружный эпидермис внутреннего интегумента. *1* — *Kydia calycina*, *2* — *Decaschistia trilobata*, *3* — *Julostylis angustifolia*. *н ин* — наружный интегумент, *в ин* — внутренний интегумент, *н эп ни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *п* — паренхима, *в эп ни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *н эп ви* — наружная эпидерма внутреннего интегумента (палисадный слой), *в эп ви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *к* — канальцы, *пл* — полость, *ф* — фибриллы.

У изученных родов встречаются 3 типа устьичного аппарата: у видов *Julostylis* и *Dicellostyles* только парацитный (рис. 1, *в*, *4*; рис. 2, *в*, *1*); у *Kydia* — в основном парацитный, однако имеются и анизоцитные устьица, которые составляют 20—30% от общего числа устьиц (рис. 1, *в*, *1*, *2*, *3*); у *Decaschistia crotonifolia* — анизоцитный тип (рис. 2, *в*, *4*), у других видов этого рода 70% устьиц анизоцитного типа и лишь 30% — переходные между пара- и анизоцитным типами (рис. 2, *в*, *2*, *3*).

У половины изученных видов проводящая система листа редкая, длина жилок на 1 мм^2 колеблется в пределах 160—380 мм, у других сравнительно густая, длина жилок достигает 730—850 мм на 1 мм^2. Строение сети жилок открытое. Проводящий пучок главной и боковых жилок

Признаки анатомического строения листа и спермодермы у исследованных видов трибы *Hibisceae*

Вид	Толщина пластинки листа (мкм)	Длина жилок на 1 мм²	Верхняя эпидерма			Нижняя эпидерма			Мезофилл				Спермодерма		
			число устьиц на 1 мм²	число эпидермальных клеток на 1 мм²	число волосков на 1 мм²	число устьиц на 1 мм²	число эпидермальных клеток на 1 мм²	число волосков на 1 мм²	высота клеток палисады, мкм	число рядов палисады	число рядов губчатой ткани	коэффициент палисадности	толщина (в мкм) без интегументальной паренхимы и внутреннего интегумента	высота клеток наружной эпидермы внутреннего интегумента, мкм	глубина щели клеток наружной эпидермы внутреннего интегумента, мкм
Kydia calycina	194	850	73	1290	15	280	1300	36	74.9	1	4—6	55	190	147	56
K. glabrescens	168	730	9.3	1300	1	216	1200	3	66.6	1	4—6	44	175	130	57
K. jujubifolia	114	850	—	1300	34	359	1600	80	39.6	1	3—4	33	137	105	50
Julostylis angustifolia	174	370	—	1666	—	500	2000	1	72	1	5—6	40	126	100	42
Dicellostyles axillaris	201	380	—	600	—	197	916	1	68.9	1	5—6	45	136	109	46
Decaschistia trilobata	200	200	100	530	27	360	950	80	72	1	2—3	41	140	112	98
D. harmandii	180	160	80	650	13	307	1000	49	76	1	2—3	44	140	113	99
D. crotonifolia	180	730	80	700	56	400	1600	97	49.4	1	2—3	50	144	126	112

листа ограничен сверху и снизу склеренхимными дугами, смыкающимися в замкнутое влагалище. В паренхиме главной жилки обычны слизевые вместилища. Мелкие сосудистые пучки у всех видов со склеренхимой, расположенной под флоэмой и над ксилемой пучка. У большинства видов склеренхима и проводящие пучки (как крупные, так и мелкие) в целом образуют структуру в виде балок, пересекающих всю толщу пластинки листа и соприкасающихся непосредственно с нижней и верхней эпидермой. В связи с этим создается структура, подобная структуре, наблюдаемой у ксерофитных злаков, что резко увеличивает механическую прочность листьев (рис. 1, *б*, *1*, *4*; рис. 2, *б*, *1*, *4*). Наряду со склеренхимой, связанной с проводящими пучками, у некоторых видов встречаются обособленные склеренхимные тяжи (рис. *1*, *б*, *4*, *о скл*).

Строение проводящей системы средней части черешка всех изученных видов неодинаково: у *Dicellostyles axillaris* — кольцевое, у *Julostylis angustifolia* и *Kydia calycina* — ложное кольцо, у других видов — строение пучковое. Под эпидермой или под субэпидермальным слоем клеток черешка расположена хорошо развитая 5—8-слойная колленхима в виде сплошного цилиндра, между нею и проводящей системой — 3—5 слоев тонкостенных паренхимных клеток, среди которых часто располагаются слизевые вместилища или каналы (таблица, см. вклейку).

Строение спермодермы

Семена изученных видов небольшие (длина 2—5, ширина 1—3 мм), почковидные с постепенно суживающимся микропилярным концом, от светло-коричневой до темно-

коричневой окраски, голые или опушены редкими короткими однолучевыми волосками.

Форма зародыша, а также общий план анатомического строения спермодермы и зародышевых семядольных листьев у рассматриваемых видов довольно сходны: зародыш почковидный, в тканях его органов отсутствуют госсиполовые железки; кожура семени образована 2—3-слойным наружным интегументом без кристаллоносного слоя и 5—8-слойным внутренним интегументом (рис. 3, *б*, *1*, *2*, *3*, *н ин*, *в ин*). Наружный интегумент состоит из наружной и внутренней эпидермы с прерывистой однослойной паренхимой или без нее (рис. 3, *б*, *1*, *2*, *п*; рис. 3, *б*, *3*). Клетки тангентально вытянутые (на поперечном сечении), тонкостенные, лишь у *Dicellostyles axillaris* стенки клеток верхней эпидермы несколько утолщенные. Все клетки без содержимого, за исключением клеток паренхимы, которые содержат коричневый пигмент (рис. 3, *б*, *1*, *2*).

Наружная эпидерма внутреннего интегумента представляет собой один ряд сильно удлиненных в радиальном направлении клеток, выполняющих механическую (защитную) функцию. В их верхней части проходит светлая полоса (за исключением видов *Decaschistia*, у которых она отсутствует). Она представляет собой более прозрачную зону, чем остальная часть оболочки. Значение ее остается до сих пор неизвестным. Светлая полоса не дает реакции на лигнин, суберин и целлюлозу. Исследователи (Reeves, Valle, 1932), изучавшие гистохимию тканей спермодермы хлопчатника, полагают, что эта зона состоит из бесструктурного лигнина. У бобовых светлая полоса представляет собой особенно плотную зону оболочки, более прозрачную и обладающую бо́льшим двойным лучепреломлением, чем другие зоны оболочки (Эсау, 1969).

У большинства видов из-за сильного утолщения и одревеснения стенок полости в клетках слабо заметны, за исключением маленьких колбообразных полостей, находящихся на уровне верхней трети клеток или немного ниже (рис. 3, *б*, *1*, *2 пл*). Если рассматривать отдельную палисадную клетку под большим увеличением, то можно заметить параллельную к ее продольной оси ориентацию фибрилл; под колбообразной же полостью они изгибаются внутрь и имеют преимущественно поперечную ориентацию (рис. 3, *а*), а на поперечном сечении спермодермы образуют сплошную линию, проходящую под колбообразными полостями (рис. 3, *б*, *1*). При механическом воздействии клетки разрываются именно в этом месте. Лишь у видов рода *Decaschistia*, в отличие от других, клетки этой ткани имеют полости почти по всей длине в виде канальцев, а поперечно ориентированные фибриллы под полостями у них отсутствуют (рис. 3, *б*, *3*, *к*).

Паренхима внутреннего интегумента всех изученных видов состоит из тонкостенных клеток различной величины и формы. Клетки первых двух-трех слоев имеют пигментное содержимое, другие (нижние) слои бесцветны (рис. 3, *б*, *1*, *2*, *3*, *в ин*).

Обсуждение

По Ривсу (1936) и Фрикселю (1968), четыре признака строения зародыша и спермодермы имеют для трибы *Hibisceae* большое систематическое значение: почковидная форма зародыша, отсутствие госсиполовых железок в семядольных листьях и кристаллов щавелевокислого кальция в клетках внутренней эпидермы наружного интегумента и двуслойный наружный интегумент (т. е. без интегументальной паренхимы).

По трем из четырех рассматриваемых анатомо-морфологических признаков зародыша и спермодермы (почковидная форма зародыша, отсутствие госсиполовых железок в семядольных листьях и кристаллов щавелевокислого кальция в клетках внутренней эпидермы наружного интегумента) строение *Kydia*, *Julostylis*, *Dicellostyles*, *Decaschistia* совпадает со строением уже изученных представителей *Hibisceae*.

Результаты проведенного исследования позволяют нам характеризовать как отдельные роды, так и виды.

Виды рода *Kydia* характеризуются в основном парацитными устьицами, составляющими 70—80% всех устьиц, и анизоцитными, составляющими не более 20—30%, средней густотой сети жилок листа и одинаковым числом клеток верхней эпидермы на единицу поверхности (рис. 1, *в*, *1*, *2*; см. таблицу).

Наиболее толстую пластинку листа имеет *K. calycina* (194 мкм), с коэффициентом палисадности 55%, наименьшую — *K. jujubifolia* (114 мкм), с коэффициентом палисадности 33%; *K. glabrescens* по этим признакам занимает промежуточное положение между этими видами. Отсюда можно заключить, что в роде *Kydia* имеется прямая корреляция между толщиной пластинки листа и коэффициентом палисадности (см. таблицу). *K. jujubifolia* отличается от других видов рода гипостоматностью листа, 4—5-слойным (5—7 слоев у других видов) мезофиллом, наиболее рыхлой губчатой тканью, где межклетники достигают 40% ее объема (30% у других видов), а также наличием прерывистой однослойной паренхимы наружного интегумента спермодермы (рис. 3, *б*). Проводящая система черешка у *K. calycina* состоит из 10—12 пучков, образующих ложное кольцо, у других видов *Kydia* она состоит из 4—6 (реже из 8) разобщенных пучков.

Представителям *Julostylis* и *Dicellostyles* свойственны гипостоматные листья, парацитный тип устьичного аппарата (рис. 1, *а*, *4*, *б*, *4*; рис. 2, *а*, *1*, *в*, *1*), многослойный (6—8 слоев) мезофилл листа, редкая сеть жилок, имеющих одинаковую длину на 1 мм² (см. таблицу), а также наличие прерывистой однослойной паренхимы в наружном интегументе спермодермы (рис. 3, *б*, *2*).

Сходство этих родов по указанным признакам и по древесной жизненной форме свидетельствует о близком их родстве. К такому же выводу пришел в свое время Твайтис (Thwaites, 1864) на основании сходства их морфологических признаков. Различаются они между собой лишь тем, что у *J. angustifolia* две околоустьичные клетки в большинстве случаев, соединяясь на полюсах устьица, полностью окружают его, причем размеры их могут быть неодинаковыми (рис.1, *в*, *4*), в то время как у *D. axillaris* околоустьичные клетки строго равномерны, не доходят до полюсов устьица и поэтому оно на своих полюсах граничит с собственно эпидермальными клетками (рис. 2, *в*, *1*); у первого вида в мезофилле листа встречаются гигантские друзы (рис. 1, *б*, *4*), у второго таковые нами не обнаружены; проводящая система черешка у *D. axillaris* состоит из настоящего кольца (таблица, см. вклейку), у *J. angustifolia* — из шести—десяти близкорасположенных пучков, образующих ложное кольцо.

Виды *Decaschistia* в подавляющем большинстве случаев характеризуются анизоцитным типом устьичного аппарата (рис. 2, *в*, *1*, *2*, *3*), малослойным (3—4-слойным) мезофиллом листа (см. таблицу) и отсутствием в нем гигантских друз, пучковым строением проводящей системы черешка, состоящей из четырех—шести пучков (таблица, см. вклейку), отсутствием паренхимы наружного интегумента и, в отличие от других родов, наличием почти по всей длине клеток наружной эпидермы внутреннего интегумента полостей в виде канальцев (рис. 3, *б*, *3*, *к*). Виды рода различаются между собой такими количественными признаками, как длина жилок, число эпидермальных клеток и коэффициент палисадности (см. таблицу), которые имеют экологическое значение. Например, у *D. trilobata* и *D. harmandii* жилкование листа очень редкое (соответственно 200 и 160 мм на 1 мм²), покровная ткань крупноклетная, коэффициент палисадности не превышает 44%, что свидетельствует об их большей мезоморфности по сравнению с *D. crotonifolia*, которая имеет высокие показатели по этим признакам (см. таблицу).

По таким признакам, как жизненная форма, число слоев наружного интегумента спермодермы, тип устьичного аппарата и текстура черешка, ценность которых для систематики и филогении двудольных неоспоримо

доказана многими исследователями (Анели, 1960; Тахтаджян, 1966; Баранова, 1971; Меликян, 1972), род *Decaschistia* может считаться более продвинутым, чем другие, *Julostylis* и *Dicellostyles* более древними, *Kydia* занимает промежуточное положение.

Несколько слов о признаке двуслойности наружного интегумента кожуры семени. Ривс (1936) исследовал семенную кожуру лишь 6—7 древесных, кустарниковых и травянистых видов трибы *Hibisceae*, наружный интегумент которых действительно состоит из двух слоев (из наружной и внутренней эпидермы), и сделал заключение, что вся триба характеризуется подобным строением. Фриксель (1968), основываясь на данных Ривса, повторил его ошибку.

Исследование спермодермы у видов рода *Lagunaria* (Дариев, 1974б) и рассматриваемых здесь 4 родов, бузусловно относящихся к трибе *Hibisceae*, показало, что у *Lagunaria* наружный интегумент спермодермы содержит до пяти слоев, у *Dicellostyles*, *Julostylis* и у одного вида *Kydia* (*K. jujubifolia*) он состоит из трех слоев, у других видов *Kydia*, а также у *Decaschistia* он 2-слойный. Поэтому 2-слойный наружный интегумент спермодермы нельзя считать характерным признаком для всей трибы.

Анализ полученных данных по анатомическому строению листа, спермодермы, а также по морфологии зародыша позволяет заключить, что общими для исследованных родов признаками являются: отсутствие в органах зародыша госсиполовых железок, почкообразная форма зародыша, дорсовентральное строение мезофилла листа с однослойной палисадой, наличие склеренхимы у проводящих пучков листа. Признаками, характеризующими отдельные роды, можно считать строение устьичного аппарата, число слоев мезофилла, число и расположение проводящих пучков черешка. Отдельные же виды различаются лишь количественными признаками — числом устьиц и эпидермальных клеток, толщиной пластинки листа и длиной его жилок, коэффициентом палисадности, т. е. признаками, особенно сильно зависящими от условий обитания видов.

ЛИТЕРАТУРА

А н е л и Н. А. (1960). Материалы к филогении сем. *Rutaceae*. Сб. тр. Тбилисск. н.-и.хим.-фарм. инст., 9. — Б а р а н о в а М. А. (1971). Сравнительно-стоматографическое исследование *Magnoliaceae* и близких семейств. Канд. дисс., БИН, Л. — Д а р и е в А. С. (1965). Строение зародыша и проростка некоторых видов *Gossypium*. Бот. ж. 50, 5. — Д а р и е в А. С. (1971). Строение листьев некоторых видов *Gossypium*. Бот. ж., 56, 6. — Д а р и е в А. С. (1972а). Исследование листа пяти видов *Thespesia* Sol. et Corr. Бот. ж., 57, 8. — Д а р и е в А. С. (1972б). Анатомическое строение листа видов рода *Cienfuegosia* Cav. Бот. ж., 57, 12. — Д а р и е в А. С. (1972в). Анатомическое строение листа рода *Senra* Cav. Узб. биол. ж., 16, 3. — Д а р и е в А. С. (1972г). Анатомическое строение листа *Kokia rockii* Lewton. ДАН УзбССР, 10. — Д а р и е в А. С. (1974а). Анатомическое строение черешка родов *Gossypium* L. и *Thespesia* Sol. et Corr. Бот. ж., 59, 4. — Д а р и е в А. С. (1974б). Анатомическое строение листа и спермодермы рода *Lagunaria* G. Don. Узб. биол. ж., 18, 3. — М е л и к я н А. П. (1972). О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений. ДАН АрмССР, 54, 4. — М о к е е в а Е. А. (1960). Морфология и анатомия хлопчатника, III. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Э с а у К. (1969). Анатомия растений. — A l e f e l d F. G. C. (1861). Über die Stellung der Gattung *Gossypium* und mehrer Anderer. Bot. Zeitschr., 19. — D u m o n t A. (1887). Recherches sur l'anatomie comparée des Malvacées, Bombacacées, Tiliacées, Sterculiacées. Ann. Sci. Nat., 7, 6. — F r y x e l l P. A. (1968). Redefinition of the tribe *Gossypieae*. Bot. Gaz., 129, 4. — H u t c h i n s o n J. B. (1967). The genera of flowering plants. — K e a r n e y Th. H. (1951). The american genera of *Malvaceae*. Amer. Midland Naturalist, 46, 1. — K u n t z e G. (1891). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Malvaceen. Bot. Zblt., 45. — L e w t o n P. L. (1925). The value of certain anatomical characters in classifying the *Hibisceae*. J. Washington Acad. Sci., 15, 8. — R a o C. V. (1952). Floral anatomy of some *Malvales* and its bearing on the affinities of families included in the order. J. Ind. Bot. Soc., 31. — R e e v e s R. G. (1936). Comparative anatomy of the seeds of cottons and other malvaceous plants. II. *Hibisceae*. Amer. J. Bot., 3, 23. — R e e v e s R. G., C. C. V a l l e. (1932). Anatomy and microchemistry of the cotton seed. Bot. Gaz., 93, 3. — R o x b u r g h W. M. D. (1819). Plant of the coast of Coromandel. III. — S t a c e C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull. Mus.

Nat. Hist., 4, 1. — Thwaites F. L. C. (1864). Enumeratio plantarum Zeilanniae. — Webber J. (1938). Anatomy of the leaf and stem of *Gossypium*. J. Agr. Res., 57, 4. — Wight R. M. D. (1834). Prodromus florae peninsulae Indiae Orientalis, I.

Институт экспериментальной
биологии растений АН УзССР,
Ташкент.

Получено 20 XII 1973.

SUMMARY

Anatomy of leaf and spermoderm in 8 species have been studied. Their structure is characteristic of the representatives of the tribe *Hibisceae*. According to the type of stomatic apparatus and spermoderm structure genera *Julostylis* and *Dicellostyles* are very similar and more primitive, *Decaschistia* seems more advanced and *Kydia* — intermediate between the former and the latter ones.

УДК 537.533.35.0001.2 : 582.259

И. М. Балонов, Г. В. Кузьмин

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *MALLOMONAS* PERTY *(CHRYSOPHYTA)* ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА. II. SERIES *PLANAE* HARRIS ET BRADLEY

I. M. BALONOV, G. V. KUZMIN. ELECTRON MICROSCOPIC STUDY OF THE SPECIES OF THE GENUS *MALLOMONAS* PERTY FROM THE RESERVOIRS OF THE VOLGA CASCADE. II. SERIES *PLANAE* HARRIS ET BRADLEY

В световом и электронном микроскопах изучены 6 видов (3 вида новые для флоры СССР) рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophysa*) серии *Planae* Harris et Bradley, полученные из водоемов бассейна Волги. Анализ собственных и литературных данных показал идентичность видов *M. fastigata* Lemm. и *M. caudata* Iwan., *M. punctifera* Korsch. и *M. regina* Teiling. Восстановлен приоритет, упорядочена синонимика и дополнены диагнозы всех изученных видов.

Series *Planae* Harris et Bradley, 1960 : 752

Некоторые или все чешуйки несут шипы. Чешуйки плоские и тонкие, без купола или с зачаточным куполом. Контуры чешуек на поверхности живой клетки трудно различимы.

1. *Mallomonas caudata* Iwan. Iwanoff, 1899 : 250, tab. B, fig. 1—8; Krieger, 1932 : 294, fig. 37; Asmund, 1955 : 163—168, fig. 1—3.

Syn.: *Mallomonas fastigata* Lemmermann, 1899. — *M. fastigata* Zacharias, 1903 : 259, tab. II, fig. 15. — *M. fastigata* Lemmermann, 1904 : 118. — *M. fastigata* Lemmermann, 1910 : 433. — *M. caudata* var. *macrolepis* Conrad, 1927 : 496, tab. 11, fig. 55. — *M. fastigata* var. *macrolepis* Conrad, 1933 : 65, fig. 56. — *M. fastigata* var. *kriegeri* Bourrelly, 1957 : 187, tab. V, fig. 14—16, fig. E (7—9), fig. F (2), fig. G (3—4).

В 1899 г. Л. Иванов описал из оз. Глубокое (Московской губ.) новый вид *Mallomonas caudata* Iwan. Рисунок автора точно передает характерную форму клетки и строение пиловидных шипов, однако эллиптические чешуйки с подковообразным утолщением и с углублением для основания иглы относятся к другому виду. Эта неточность привела в дальнейшем к существенной таксономической путанице, усугубленной очень кратким описанием Леммерманом (Lemmermann, 1899) сходной водоросли *Mallomonas fastigata* Lemm. В дальнейшем Захариас (Zacharias, 1903), проведя дополнительные исследования, пришел к выводу о тождестве этих таксонов, но оставил приоритет за названием *M. fastigata*. Поскольку Захариас привел расширенный диагноз и дал рисунок, этот вид в дальнейшем стал именоваться *M. fastigata* Zach. Многие исследователи (Lemmermann, 1904, 1910; Pascher, 1913; Conrad, 1927, 1933; Huber-Pestalozzi, 1941; Матвиенко, 1954, 1965; Starmach, 1968) продолжали приводить оба таксона, считая основным отличительным признаком форму чешуйки: круглую у *M. fastigata* Zach. и эллиптическую у *M. caudata* Iwan. Однако уже из описания и рисунка Конрада (Conrad, 1933) следовало, что клетка несет как эллиптические, так и круглые чешуйки. В настоящее время это достоверно подтверждено световой и электронной микроскопией (Asmund, 1955, 1959;

Berg, Petersen, 1956; Nygaard, 1956; Harris, Bradley, 1957; Kristiansen, 1959, 1969; Fott, Ettl, 1959; Takahashi, 1964; Fott, 1967; Bourrelly, 1968). Наши данные также подтверждают это. Кроме того, наблюдения, проведенные в висячей капле, показали значительное разнообразие формы клетки и длины хвоста. Все это приводит к выводу, что оба таксона (*M. caudata* Iwan. и *M. fastigata* Zach.) идентичны.

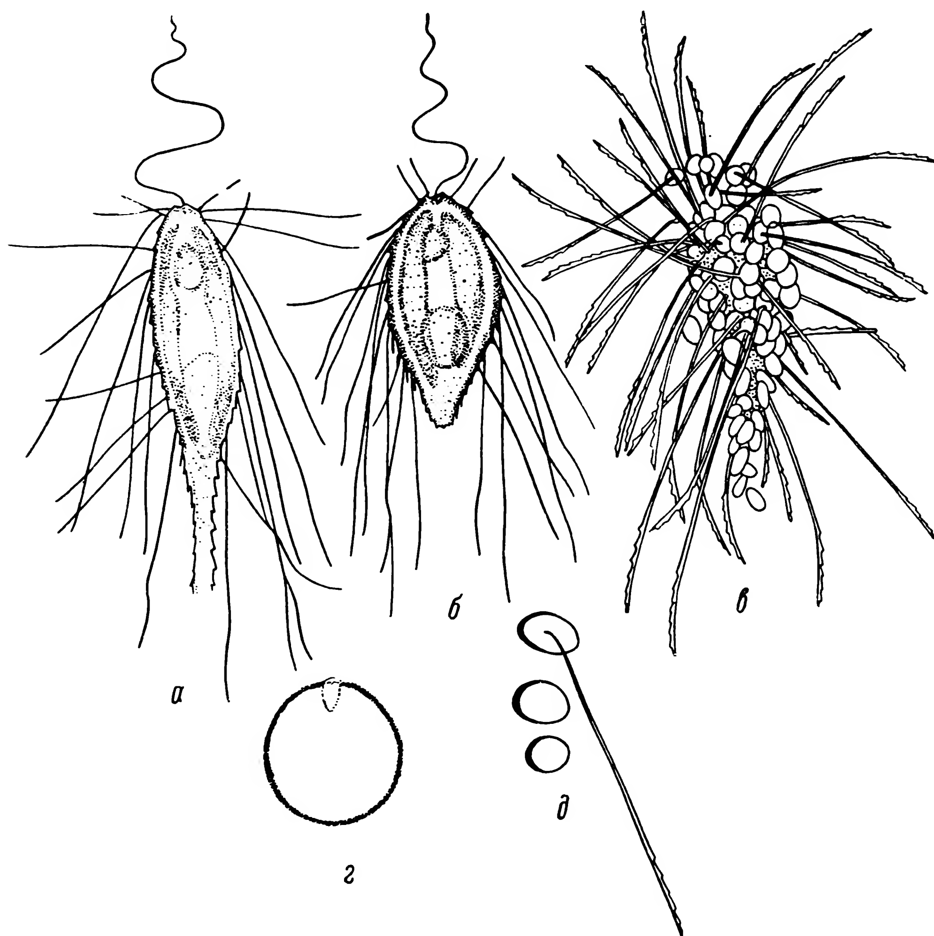


Рис. 1. *Mallomonas caudata.*

а, б — основные вариации формы клетки; *в* — подсушенный препарат; *г* — циста; *д* — чешуйки и шип (*а—г* — ×650; *д* — ×1300).

Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (1959), название *Mallomonas caudata* Iwan. не может быть отвергнуто, так как обнародование вида Ивановым является действительным, а голотипом могут служить форма клетки и строение шипов как наиболее типичная часть таксона.

Приводим расширенный и дополненный диагноз вида.

Клетка от обратнояйцевидной до широкоовальной, 32—85×11—30 мкм. Спереди широкоокруглая, сзади более или менее вытянута в тупой хвост (рис. 1, *а*, *б*). Цисты шаровидные, 20—30 мкм, гладкие, без воротничка (рис. 1, *г*). Чешуйки от круглых до удлиненно-эллиптических, 4.4—9× ×2.5—6 мкм, тонкие, плоские, мелко ареолированные, без купола и V-фигуры (табл. I, *1—5*).[1] Дистальный конец чешуйки с относительно крупными ареолами (диаметром до 0.06 мкм) до 14 на 1 мкм, ее фронтальный край несколько утолщен. В месте прикрепления шипа лежит круглая

[1] Фотографии водорослей получены И. М. Балоновым на электронном микроскопе Тесла-613; все таблицы см. на вклейках.

или цилиндрически вытянутая пора (до 0.4 мкм длины), которую окружает кольцо мелких пор (0.02 мкм в диаметре). Проксимальный край чешуйки с мелкими (до 0.03 мкм), постепенно исчезающими к ободку кромки ареолами. Шипы одного типа — пиловидные, 6—70 мкм длины, с тонкой остью (диаметром 0.3 мкм). На апикальном конце шипа 5—7 зубцов, базальный конец слабо расширен и загнут (табл. I, *6*, *7*).

Местообитание: лужи, канавы, болота, пруды, озера, водохранилища и реки.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Шекснинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ, а также в притоках Волги: Шоше, Сози, Оке, Керженце, Каме. Весной и осенью — не часто, летом — единично.

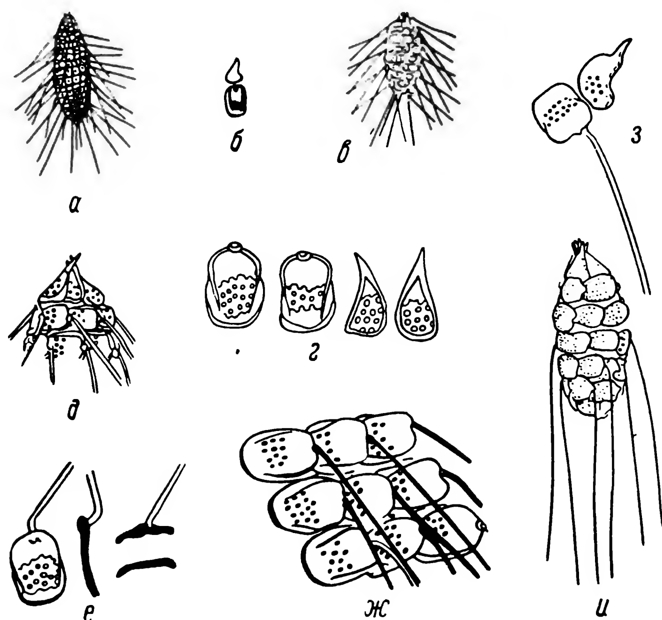


Рис. 2. *Mallomonas punctifera*, клетки и чешуйки.

а, *б* — по Тейлингу (Teiling, 1946); *в*—*д* — по Бурели (Bourrelly, 1968); *е*, *ж* — по Бурели (Bourelly, 1963); *з*, *и* — по Коршикову (1941).

Общее распространение: один из наиболее распространенных видов во всех климатических зонах (Матвиенко, 1954, 1965; Starmach, 1968).

2. *Mallomonas punctifera* Korsch. Коршиков, 1941 : 68, табл. 7, рис. 8, 9.

Syn.: *Mallomonas regina* Teiling, 1944 : 20, fig. 38. — *M. regina* Teiling, 1946 : 84—85, fig. 9—11. — *M. regina* Teiling in Harris, Bradley, 1957 : 42, fig. N—P; pl. IV, fig. 5—8, 10.

А. А. Коршиков в 1941 г. по материалам из водоемов Кольского полуострова (р. Нива), Горьковской области (р. Сережа) и окрестностей Харькова описал новый вид *Mallomonas punctifera*, привел его изображение и диагноз на русском и английском языках (рис. 2, *з*, *и*). Он отметил некоторое внешнее сходство этого вида с *Mallomonas coronata* Bolochonzew.

В 1944 г. Тейлинг (Teiling, 1944) описал из водоемов Швеции как новый вид *Mallomonas regina* Teiling. Позднее (Teiling, 1946) на основании дополнительных исследований он опубликовал расширенный диагноз этого вида на латинском языке и показал его отличия от близкого вида *M. coronata* Boloch. (рис. 2, *а*, *б*).

Впоследствии Харрис и Бредли (Harris, Bradley, 1957) опубликовали электронно-микроскопические фотографии чешуек и шипов этого вида и

привели описание. Все последующие исследователи (Takahashi, 1959, 1964; Fott, 1966, 1967; Asmund, Takahashi, 1969; Kristiansen, 1969) идентифицировали свой материал с этим иконотипом.

Проведенные нами исследования с применением световой и электронной микроскопии показали, что описание вида Тейлинга соответствует описанию, данному Коршиковым, а все электронно-микроскопические фотографии чешуек и шипов, относимые вышеприведенными авторами к *Mallomonas regina* Teiling, в точности соответствуют таковым *Mallomonas punctifera* Korsch.

Поскольку обнародование описания вида А. А. Коршиковым (1941) является действительным, приоритет, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, остается за названием *Mallomonas punctifera* Korsch. Приводим уточненный и дополненный диагноз вида.

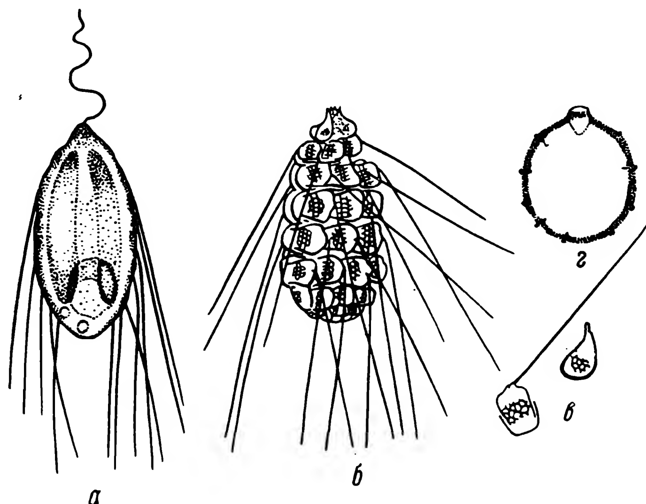


Рис. 3. *Mallomonas punctifera*.

а — клетка; *б* — подсушенный препарат; *в* — чешуйки; *г* — циста (*а*, *б*, *г* — ×750; *в* — ×1100).

Клетки от продолговато-эллипсоидных до овально-цилиндрических, закругленные сзади и конически суженные спереди, дл. 20—41 мкм, шир. 10—15 мкм. Все чешуйки, исключая апикальные и базальные, несут легко отпадающие шипы дл. 15—60 мкм (рис. 3, *а*, *б*, *в*). Циста овальная, толстостенная, 21×24 мкм. Шейка низкая, горлышко широкое с конической пробкой. Оболочка темная, слабоисчерченная (рис. 3, *г*). Ростральные чешуйки обычно в количестве 5 имеют треугольную форму, 5—6 мкм дл. и 2.7—3.2 мкм шир. Край чешуйки слегка утолщен. Щит покрыт ребрами, образующими полигональную ячеистую сеть (табл. II, *1*, *2*). Чешуйки тела (3.4—7.6×2.5—7.5 мкм) имеют такой же рисунок, но щит отделен от кромки ребрами. Ободок кромки в виде подковы, довольно мощный и охватывает 2/3 тела чешуйки. Купол маленький, клювовидно закругленный, уменьшающийся в размерах на чешуйках по направлению от переднего к заднему концу клетки и совершенно исчезающий на базальных чешуйках (табл. II, *3*—*6*). К заднему концу клетки меняется и морфологический облик чешуек: исчезают ячеистая сеть и ребра, а дистальный конец чешуйки приобретает бахромчатую форму. Чешуйки базального конца панциря клетки много мельче (1.2×0.8 мкм), с развитым ободком кромки. Их дистальный конец не бахромчатый, закругленный (табл. III, *1*—*3*).

Базальная пластинка всех чешуек мелко ареолирована (ареолы 0.05—0.1 мкм в диам., 8—10 на 1 мкм), причем на дистальном конце поры мельче и расположены в продольных рядах, а на проксимальном поры крупнее и расположены беспорядочно. Шипы длинные, с изогнутым основанием, трехгранные. Все грани зазубрены, причем зубцы тем чаще, чем они ближе

к апикальному концу. Конец шипа в сечении имеет Y-образную форму. Длина шипов в нашем материале не превышала 39 мкм (табл. III, *4*, *5*).

Местообитание: болота, водохранилища, реки.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского, Шекснинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Весной — не часто, летом и осенью — единично.

Общее распространение: СССР (Голлербах, Красавина, 1971); Чехословакия (Fott, 1966, 1967); Англия (Harris, Bradley, 1957); Швеция (Cronberg, 1972); Дания (Kristiansen, 1969); Аляска (Asmund, Takahashi, 1969); Япония (Takahashi, 1959, 1964).

3. *Mallomonas eoa* Takahashi, 1963 : 169, tab. I—III, fig. 1—13.

Клетка удлиненно-овальная, 16—31×4.5—9.0 мкм. Передний конец с воротничком из 5 чешуек, несущих шипы 6—14 мкм дл. Задний конец клетки с 2—4 иглами, 2.8—17.0 мкм дл. Хроматофоров два, выделительная вакуоль в заднем конце. Жгутик почти равен длине клетки, с блестящим, хорошо заметным базальным зерном (рис. 4). Циста овальная, 7×12 мкм, слабо скульптурированная, с развитым воротничком. Ростральные чешуйки панциря притупленные, с небольшим куполом 3—4 мкм дл. и 1.5—2.0 мкм шир. Нижележащие чешуйки ромбовидные с хорошо выраженной V-фигурой, 1.4—3.0×1.0—2.4 мкм. Фронтальный край узкий, ребристый, четко отграниченный от щита. На дистальном конце чешуек передней части панциря намечается небольшое возвышение, которое на чешуйках задней половины вытягивается в маленькую иглу. Две-четыре конечные чешуйки несут настоящие длинные иглы (табл. III, *6*—*8*). Рисунок щита чешуек передней половины панциря состоит из тангентально пересекающихся рядов круглых пор. Ближе к заднему концу круглые поры переходят в полигональные. Конечные, иглонесущие чешуйки не орнаментированы, дл. 1.4—2.0 мкм, шир. 1.0—1.4 мкм.

Местообитание: канавы, пруды, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Общее распространение: Япония (Takahashi, 1960, 1963; Asmund, Takahashi, 1969); Швеция (Cronberg, 1973); Шотландия (Bradley, 1966).

Вид приводится для СССР впервые.

4. *Mallomonas heterospina* Lund, 1942 : 284, fig. 6, A—D; Asmund, 1956 : 75—78, fig. 1—5.

Клетка эллипсоидная, 13—15 мкм дл. и 7—10 мкм шир. Хроматофор двулопастный, с узкой почти бесцветной перемычкой. Жгут до 1.5 раза длиннее клетки (рис. 5). Чешуйки от эллиптических до неправильно округлых, 3—4.5×2—2.9 мкм. Купол округлый, с одним гребнем. Щит чешуйки покрыт довольно толстыми (0.2 мкм) ребрами, образующими полигональную ячеистую сеть, от которой к ободку кромки отходят радиальные ребра. Вся поверхность чешуйки ареолирована (0.06—0.08 мкм в диам. по 14—16 на 1 мкм) (табл. III, *9*, *10*). Шипы двух типов, передние гладкие, заостренные, остальные крючкообразно загнутые, конец притупленный, без иглы (табл. III, *11*).

Местообитание: лужи, пруды, водохранилища, реки.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского водохранилища. Весной — единично.

Общее распространение: Чехословакия (Fott, 1966; Fott, Ludvik, 1961); Дания (Asmund, 1956); Сев. Исландия (Bradley, 1964); Англия (Harris, Bradley, 1957, 1960; Harris, 1970); Аляска (Asmund, Takahashi, 1969); Япония (Takahashi, 1959).

Вид приводится для СССР впервые.

5. *Mallomonas multiunca* Asmund, 1956 : 78—81, fig. 6—8.

Клетки от овальных до почти круглых, 14—22 мкм дл., 8—13 мкм шир. Жгут равен длине клетки. Хроматофор один, двулопастной. Циста круглая, гладкая или мелко скульптурированная, 13—15 мкм в диам. Пора цисты небольшая, без воротничка (рис. 6). Чешуйки эллиптические,

3.2—3.6 мкм дл. и 1.8—3.0 мкм шир., без V-фигуры. Купол с хорошо выраженными 5—9 наклонными гребнями 0.07—0.11 мкм толщиной. Щит чешуйки покрыт кольцеобразными ребрами, из которых 2—5 расположены на переднем конце, много крупнее остальных (0.5—0.7 и 0.2—0.3 мкм в диам. соответственно). Вся чешуйка равномерно и мелко ареолирована (до 0.05 мкм в диам., по 10 на 1 мкм) (табл. IV, *1*, *2*). Шипы короткие (6.2—12.7 мкм), крючкообразно загнутые и заканчиваются длинной (до 3.2 мкм), слегка изогнутой иглой (табл. IV, *3*).

Местообитание: болота, озера, водохранилища.

Местонахождение: Шекснинское, Рыбинское водохранилища и оз. Белое Вологодской обл. Весной — единично.

Общее распространение: Дания (Asmund, 1956, 1959; Berg, Petersen, 1956); Англия (Harris, Bradley, 1957, 1960).

Вид приводится для СССР впервые.

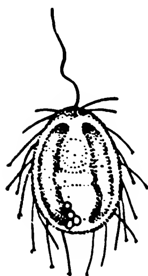


Рис. 4. *Mallomonas eoa* (×900).

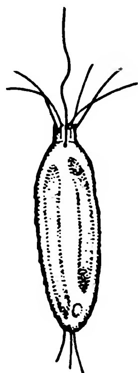


Рис. 5. *Mallomonas heterospina* (×900).

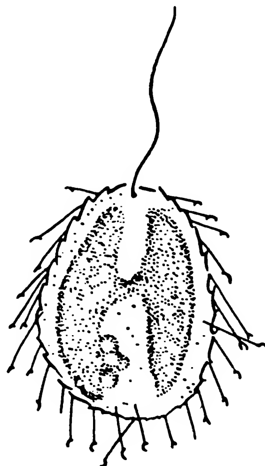


Рис. 6. *Mallomonas multiunca* (×900).

6. *Mallomonas acrocomos* Ruttner in Pascher, 1913 : 36, fig. 52a, b.

В соответствии со статьей 73 (Совет 73 А) Международного кодекса ботанической номенклатуры (1959) первоначальное начертание названия «akrokomos» должно быть латинизировано и заменено на «acrocomos».

Внутриродовое таксономическое положение вида не совсем ясное; по-видимому, он ближе всего стоит к серии *Planae*.

Клетки удлиненно-веретеновидные, 8—62 мкм дл. и 2—15 мкм шир. На переднем закругленном конце несут 4—8 шипов (до 47 мкм дл.). Задний конец вытянут в длинный заостренный, прямой или слегка загнутый хвост. Хроматофоров два, стенкоположные.

Var. *acrocomos* Asmund, 1956 : 82—84, fig. 11—15.

Клетки 23—62 мкм дл. и 4.5—15.0 мкм шир. Шипов 6 или 8, направлены вперед. Половина из них длиннее (30—47 мкм), а половина короче (15—17 мкм). Все шипы пиловидно зазубрены, конец длинных шипов игловидный, а коротких — тупой и раздвоенный (табл. IV, *4*). Передние чешуйки, несущие шипы, куполоносные, купол концентрически вогнутый, гладкий. Щит отделен от кромки ребрами. Ободок кромки с одним рядом крупных пор. Дистальный конец чешуйки гладкий или очень мелко ареолированный, проксимальный с областью четких ареол (табл. IV, *5*). Средние чешуйки панциря без купола, фронтальный край мелко зазубрен (табл. IV, *6*, *7*). Ближе к хвостовой части зазубренность исчезает, уменьшается и область четких ареол. Хвостовая часть представлена каплевидно-удлиненными, гладкими чешуйками. Чешуйки игловидной части хвоста в количестве 2—3 имеют вид полусвернутого кулька (табл. IV, *8*). Размеры чешуек, к которым прикрепляются более длинные шипы, 4.6—5.2×3.0 мкм,

а к которым короткие, — 3.5—4.0×1.5—1.7 мкм. Средние чешуйки панциря 2.5—3.8×2.0—2.5 мкм, хвостовые — 5.5—6.8×1.0—1.5 мкм.

Местообитание: пруды, озера, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Шекснинского и Рыбинского водохранилищ. Весной — единично.

Общее распространение: СССР (Голлербах и Красавина, 1971); Чехословакия (Fott, 1967); Дания (Asmund, 1956; Berg, Petersen, 1956); Англия (Harris, 1958); Сев. Исландия (Bradley, 1964); Аляска (Asmund, Hilliard, 1961); Япония (Takahashi, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Л. К. Красавина. (1971). Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. — (Иванов Л.) Iwanoff L. (1899). Beitrag zur Kenntniss der Morphologie und Systematik der Chrysomonaden. Bull. Acad. imp. Sci. St.-Petersbourg, 5, 11. — Коршиков А. А. (1941). Материалы к флоре Кольского полуострова. Тр. Н.-д. інст. бот. IV. Харківск. держ. унив. — Матвиенко А. М. (1954). Золотистые водоросли. — Матвієнко О. М. (1965). Золотисті водорості — *Chrysophyta*. Визначник прісноводних водоростей Української РСР, III, 1. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый VIII Международным ботаническим конгрессом. (1959). — Asmund B. (1955). Electron microscope observations on *Mallomonas caudata* and some remarks on its occurrence in four Danish ponds. Bot. Tidsskr., 52. — Asmund B. (1956). Electron microscope observations on *Mallomonas* species and remarks on their occurrence in some Danish ponds. II. Bot. Tidsskr., 53. — Asmund B. (1959). Electron microscope observations on *Mallomonas* species. III. Dansk. Bot. Arkiv, 18, 3. — Asmund B., D. K. Hilliard. (1961). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. I. *Mallomonas* species examined with the electron microscope. Hydrobiologia, 17, 3. — Asmund B., E. Takahashi. (1969). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. VIII. Hydrobiologia, 34, 3—4. — Berg K., I. C. Petersen. (1956). Studies on the humic, acid lake Gribso. Flora Limnologica Scandinavica, 8. — Bourrelly P. (1957). Recherches sur les *Chrysophyceae*. Rev. Algologique. Memoire hors serie, I. — Bourrelly P. (1968). Les Algues d'eau douce. — Bradley D. E. (1964). A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. J. Gener. Microbiol., 37, 3. — Bradley D. E. (1966). Observations on some Chrysomonads from Scotland. J. Protozool., 13 (1). — Conrad W. (1927). Essai d'une Monographie des genres *Mallomonas* Perty (1852) et *Pseudomallomonas* Chodat (1920). Arch. Protist., 59. — Conrad W. (1933). Revision du genre *Mallomonas* Perty (1851) incl. *Pseudomallomonas* Chodat (1920). Mem. Mus. Royal Hist. Nat. Belgique, 56. — Cronberg G. (1972). Investigation of scale-bearing *Chrysophyceae* species by scanning electron microscopy. Rev. Algolog., 10. — Cronberg G. (1973). Development of cysts in *Mallomonas eoa* examined by scanning electron microscopy. Hydrobiologia, 1—2. — Fott B. (1966). Elektronenmikroskopischer Nachweis von *Mallomonas* Schuppen in Seeablagerungen. Int. Rev. Hydrobiol., 51, 5. — Fott B. (1967). Sinice a řasy. — Fott B., H. Ettl. (1959). Das Phytoplankton der Talsperre bei Sedlice. Preslia, 31. — Fott B., J. Ludvik. (1961). Submicroscopical structure of silica-scales in Chrysomonads and its use in taxonomy. Progress in Protozoology. — Harris K. (1958). A study of *Mallomonas insignis* and *Mallomonas akrokomos*. J. Gener. Microbiol., 19, 1. — Harris K. (1970). Imperfect forms and the taxonomy of *Mallomonas*. J. Gener. Microbiol., 61. — Harris K., D. E. Bradley. (1957). An examination of the scales and bristles of *Mallomonas* in the electron microscope using carbon replicas. J. Roy. Microscop. Soc., 76, 1—2. — Harris K., D. E. Bradley. (1960). A taxonomic study of *Mallomonas*. J. Gener. Microbiol., 22, 3. — Huber-Pestalozzi G. (1941). Das Phytoplankton des Süsswassers, 2 (1). Chrysophyceen, Farblose Flagellaten, Heterokonten. Binnengewässer, XVI, 2, 1. — Krieger W. (1932). Untersuchungen über Plankton-Chrysomonaden. Bot. Arch., 29, 3—4. — Kristiansen J. (1959). Flagellates from some Danish lakes and ponds. Dansk. Bot. Ark., 18, 4. — Kristiansen J. (1969). *Chrysosphaerella miltispina* Bradley and some other remarkable *Chrysophyceae* from Lake Straken, Aneboda, Sweden. Österreich. Bot. Zeitschr., 116. — Lemmermann E. (1899). Das Phytoplankton sächsischer Teiche. Forschungsber. Biol. Stat. Plön., VII. — Lemmermann E. (1903). Das Phytoplankton einiger Plöner Seen. Forschungsber. Biol. Stat. Plön., X. — Lemmermann E. (1904). Das Phytoplankton schwedischer Gewässer. Ark. Bot., II. — Lemmermann E. (1910). Algen. I. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, III. — Lund J. (1942). Contributions to our knowledge of british *Chrysophyceae*. New Phytologist, 41. — Nygaard G. (1956). Ancient and recent flora of Diatoms and *Chrysophyceae* in Lake Gribso. Folia Limnologica Scandinavica, 8. — Pascher A. (1913). *Flagellatae*. II. Die Süsswasser-flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, 2. — Starmach K. (1968). Flora Slodkowodna Polski, 5. *Chrysophyta*, I. — Takahashi E. (1959). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. I. Bull. Gamagata Univ., 3, 1. — Ta-

kahashi E. (1960). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope. II. Bull. Gamagata Univ., 3, 2. — Takahashi E. (1963). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope. IV. Bull. Gamagata Univ., 4,2 — Takahashi E. (1964). Studies on genere *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope. V. Bull. Gamagata Univ., 4, 4. — Teiling E. (1944). Vara viktigara fytoplankter. Medlemsblad. biol. lärar fören. — Teiling E. (1946). Zur Phytoplanktonflora Schwedens. Bot. Notiser, 1. — Zacharias O. (1903). Zur Kenntnis der niederen Flora und Fauna holsteinischer Moorsümpfe. Forschungsber. Biol. Stat. Plön., X.

Институт биологии внутренних вод
Академии наук СССР,
п. Борок Ярославской обл.

Получено 3 IX 1974.

SUMMARY

With the help of electron microscope the authors have found 6 species and intraspecific taxa of algae of the genus *Mallomonas* in the Volga basin. Three species are new for the U. S. S. R. flora.

The use of electron microscope allowed the authors to clarify and supplement specific composition and diagnoses of the species of this genus.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 019.941 : 577.73 : 58

Н. А. Торопова

ПРИМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПРИ ВЫДЕЛЕНИИ ВОЗРАСТНЫХ СОСТОЯНИЙ У ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ РАСТЕНИЙ

N. A. TOROPOVA. THE USAGE OF QUANTITATIVE INDICES IN ISOLATING AGE STATES IN RHIZOMATOUS GRASSES

Взрослая особь длиннокорневищного растения представляет собой систему, в которой парциальные образования (кусты или побеги) соединены коммуникационными корневищами. На протяжении большей части жизненного цикла структура особи не изменяется, изменяются лишь число парциальных образований и соотношение их разновозрастных групп. Возрастность особи длиннокорневищного растения можно определить двумя количественными показателями. Первый показатель определятся соотношением разновозрастных парциальных кустов, второй — соотношением растущих и коммуникационных корневищ. На основании исследования двух количественных показателей возрастности особи выделены их возможные сочетания, характеризующие разные возрастные состояния у длиннокорневищных растений на примере пролесника многолетнего *Mercurialis perennis* L.

При выделении возрастных состояний у различных биоморф исследователь опирается на совокупность качественных признаков, в первую очередь эпиморфологических (Schmid, 1963). Довольно часто в качестве результирующих морфологических признаков выступают фазы морфогенеза (Смирнова, Торопова, 1972, 1974). Однако у ряда биоморф на протяжении большей части онтогенеза структура особи существенно не меняется. При этом эпиморфологические качественные признаки перестают играть роль признаков-индикаторов. В таких случаях некоторые исследователи пытаются использовать для характеристики возрастных состояний определенные количественные показатели. Задача исследователя состоит в том, чтобы найти такие пороговые значения количественных показателей, которые говорили бы о качественных изменениях в жизни особи.

Анализ применявшихся ранее различных количественных показателей приводит к заключению, что во всех случаях был использован один и тот же принцип: показателем онтогенетического развития особи служит изменение соотношения активно нарастающих, развивающихся структур и аналогичных им, но отмирающих, разрушающихся (или таких, у которых отсутствует хотя бы видимый рост) структур.

Именно этим принципом руководствовались исследователи онтогенезов у видов, принадлежащих к различным жизненным формам, сопоставляя диаметры отмершей и живой части дерновины (Жукова, 1967), число живых и отмерших глав каудекса (Трулевич, 1963; Снаговская, 1965; Благовещенская, 1972), число годичных побегов с положительным и отрицательным приростом (Смирнова, 1968 и др.). Этот же принцип лег в основу определения количественных показателей возрастности, впервые примененных

при выделении возрастных состояний у длиннокорневищных растений (Смирнова, 1967): осоки волосистой *Carex pilosa* Scop. и сныти обыкновенной *Aegopodium podagraria* L. К этой жизненной форме относится пролесник многолетний *Mercurialis perennis* L. Сходство трех видов — сныти, осоки и пролесника — по особенностям хода жизненного цикла и одинаковая структура взрослых особей обусловили возможность применения одних и тех же количественных показателей возрастности особи (Смирнова, Торопова, 1974).

Морфогенез длиннокорневищных видов укладывается в следующую схему: первичный побег — (первичный куст)[1] — куртина — система парциальных побегов или кустов — (парциальный куст) — парциальный побег. Основными структурными элементами у взрослых особей пролесника, осоки и сныти являются парциальные кусты и соединяющие их коммуникационные корневища. Последние на первых этапах развития выступают как побеги разрастания (захвата новой территории). Наличие двух основных структур у особи дало возможность выделить два показателя возрастности одновременно (Смирнова, 1967). Для осоки и сныти первый (*P*) определяется соотношением ассимилирующих и неассимилирующих побегов или кустов; второй (*К*) — соотношением растущих корневищ (отбегов) и коммуникационных корневищ. В случае количественного преобладания живых, активно нарастающих частей показатель больше единицы, при доминировании старых частей в составе особи — показатель меньше единицы. Общая качественная оценка возрастного состояния особи давалась на основании определенного сочетания *P* и *К*. Молодые и старые генеративные особи у осоки и сныти характеризуются одинаковыми сочетаниями *P* и *К*: у молодых особей оба показателя больше единицы, у старых — меньше единицы. А так как старение у этих видов проявляется, по мнению О. В. Смирновой, по разному, то средневозрастные особи у осоки и сныти определяются разными сочетаниями показателей. Первым признаком старения осоки является уменьшение доли ассимилирующих кустов, поэтому средневозрастная генеративная особь характеризуется сочетанием $P < 1$, $К > 1$. У сныти, наоборот, старение в первую очередь проявляется в уменьшении доли растущих корневищ, вследствие чего средневозрастная особь характеризуется сочетанием $P > 1$, $К < 1$. Таким образом, в генеративном периоде у обоих видов выделено три возрастных состояния и при этом использовано четыре разных сочетания двух показателей возрастности. Однако число возможных сочетаний должно быть увеличено. Если каждый показатель изменяется от значений, меньших единицы, до значений, больших единицы, то в некоторый момент развития особи он окажется равным единице. Это произойдет тогда, когда число сопоставляемых частей (структур старых и молодых) будет равным. Естественно предположить, что однонаправленное старение особи может быть описано последовательным рядом чисел от максимальных до минимально возможных. В этом ряду можно выделить три качественно различных группы значений: 1 — больше единицы, 2 — единица, 3 — меньше единицы. Первая группа значений показателя возрастности говорит о существенном преобладании жизнеспособных структур (в любом морфологическом выражении) и, стало быть, об относительной молодости особи. Третья группа свидетельствует об относительной старости особи. Показатель возрастности, равный единице, говорит о новом качестве особи — состоянии динамического равновесия. Выделяя в ряду значений каждого из двух показателей (*P* и *К*) три категории (1 — $P < 1$, $К < 1$; 2 — $P=1$, $К=1$; 3 — $P > 1$, $К > 1$), можно составить 9 сочетаний *PК*, каждое из которых характеризует определенный этап развития особи. В работе О. В. Смирновой (1967) разные сочетания показателей возрастности характеризуют одно и то же возрастное состояние у сныти и осоки. Можно предположить, что и, наоборот, одно и то же сочетание может характеризовать разные этапы развития особей у разных видов.

[1] Фазы, поставленные в скобки, не выделяются у сныти.

Новое исследование обоих показателей, проведенное на пролеснике, выявило их неравнозначность: они отражают разные стороны биологии длиннокорневищных растений (см. ниже). Поэтому вывод о разных путях старения в группе длиннокорневищных видов представляется недостаточно аргументированным.

Формула, по которой определялись показатели *P* и *K* (Смирнова, 1967), имеет некоторые недостатки: во-первых, отсутствуют границы возможных значений *P* и *K*, во-вторых, в тех случаях, когда в состав особи входят только ассимилирующие розеточные побеги или кусты, *P* не имеет конкретного значения (знаменатель дроби равен нулю). В связи с этим при разработке количественных показателей возрастности у пролесника была использована новая общая формула,[2] предложенная А. А. Урановым (1973). Она имеет следующий вид: $\delta = \frac{p - P}{p + P}$, где δ — показатель возрастности, *p* — число старых частей, *P* — число молодых частей.

Этот вариант формулы имеет ряд преимуществ: во-первых, показатель изменяется в ограниченных пределах от минус единицы до плюс единицы; во-вторых, показатель, определенный по предложенной формуле, есть величина удельная, относительная. Показатель определяет долю преобладания одной из сопоставляемых групп в пересчете на одну структурную единицу. В результате более сравнимыми оказываются оценки возрастности особей одного вида, состоящих из разного числа парциальных образований, и особей разных видов, принадлежащих к одной жизненной форме.

Изменение значения показателя возрастности от нижней границы к верхней является следствием увеличения доли старых структур и говорит об однонаправленном старении особи.

При определении возрастного состояния особей пролесника многолетнего использовались два показателя, аналогичные *P* и *K*: δ_{I} и δ_{II}; δ_{I} определялся соотношением разновозрастных парциальных кустов, δ_{II} — соотношением отбегов и коммуникационных корневищ.

При определении δ_{I} все парциальные кусты делились на две группы, но этому делению предшествовало подробное исследование онтогенеза парциального куста. В жизни парциального куста, так же как и в жизни особи, можно выделить ряд возрастных состояний от момента заложения почки в составе материнского куста до полного отмирания куста. В онтогенезе куста изменяются: число ортотропных побегов, число и размеры листьев, запас почек, мощность корневой системы, число растущих корневищ — отбегов. Все перечисленные показатели изменяются по одновершинной кривой. Кусты всех возрастных состояний первой половины онтогенеза, его восходящей части, объединяются в группу перспективных (в смысле Донсковой, 1972), молодых в самом широком смысле слова; кусты второй, нисходящей части онтогенеза, объединяются в группу бесперспективных, старых (в дальнейшем противопоставляемые группы кустов для удобства будут именоваться молодыми и старыми). Важнейшим отличием молодых кустов от старых является то, что у последних никогда не образуются отбеги.

Определение показателя возрастности особи δ_{I} основано на сопоставлении двух групп парциальных кустов: молодых и старых. Все отрицательные значения показателя δ_{I} говорят о преобладании в составе особи кустов первой фракции — молодых (*p*), нуль означает, что обе фракции представлены одинаковым числом кустов; все положительные значения говорят о количественном перевесе кустов второй фракции, старых (*P*). Показатель, равный единице, означает, что особь состоит либо только из молодых кустов ($\delta_{\text{I}} = -1$), либо из старых ($\delta_{\text{I}} = +1$). Показатель δ_{I} может иметь любое значение от минус единицы до плюс единицы. Со вторым показателем — δ_{II} дело обстоит иначе. Определяемый соотношением корневищ, этот показатель не может иметь значение минус единица, так как оно говорит о наличии в особи только растущих корневищ и отсутствии комму-

[2] Эта формула используется для определения возрастности ценопопуляций и ее отдельных локусов (Донскова, 1972; Ермакова, 1972; Уранов, 1973).

никаций, без которых система не может существовать. Невозможно также допустить существование особи со значением этого показателя, максимально близким к минус единице. Предположение это можно доказать. Воспользуемся доказательством от противного, допустим, что $\delta_{II}=-0.99$. В простейшем случае система состоит из двух кустов, соединенных одним корневищем ($p=1$), а число отбегов, определенное из формулы $\delta_{II}=-1.00$, окажется равным 100.

Пример расчета

$$\delta_{II}=-0.99, \quad \delta_{II}=\frac{p-P}{p+P}=-0.99.$$

Решаем уравнение относительно P — числа отбегов:

$$\frac{1-P}{1+P}=-0.99; \quad \begin{matrix} 1-P=-0.99\,P-0.99\,P, \\ 1.99=0.01\,P; \end{matrix} \quad P=\frac{1.99}{0.01}=199.0.$$

Так как в системе имеется 199 отбегов, на каждый из двух кустов должно приходиться по 100 отбегов: случай нереальный. Число отбегов в кусте ограничено запасом почек возобновления; в период наибольшей мощности, в зрелом состоянии, куст пролесника имеет 4—10 почек, а в рост одновременно трогаются не более двух.

Определяя последовательно число отбегов в системе при разном числе кустов, можно доказать, что показатель δ_{II} никогда не может иметь значение —0.99. При увеличении числа кустов в системе, т. е. при увеличении знаменателя дроби, число отбегов, приходящихся на куст, прогрессивно увеличивается, а вероятность этого явления уменьшается. Достаточно сказать, что в системе из 11 кустов на каждый куст приходилось бы по 180 отбегов!

Для того чтобы определить реально допустимую нижнюю границу показателя δ_{II}, можно воспользоваться тем же самым приемом, т. е. решить уравнение относительно δ_{II}. Ранее говорилось уже, что в среднем на парциальный куст в системе пролесника приходится по два отбега. Наименьшее значение показателя δ_{II} (—0.60) имеет система из двух кустов.

Из вышеизложенного следует, во-первых, что величина показателя возрастности δ_{II} определяется запасом почек возобновления в каждом кусте и долей участия молодых кустов в системе (т. е. находится в подчиненном положении относительно δ_{I}). Во-вторых, при определении второго показателя сопоставляются такие морфологические структуры, при которых реальные границы его значений у́же границ, допускаемых самой формулой. Границы, в пределах которых могут изменяться значения δ_{II}, определяются биологической особенностью вида: способностью образовывать большее или меньшее число отбегов. Зная запас почек возобновления, можно рассчитать возможную (допустимую) нижнюю границу показателя. Для группы видов — сныть, осока, пролесник — наименьшим значением показателя является величина порядка (—0.60)—(—0.80).[3] При постепенном увеличении доли старых структур в составе особи (от нуля до максимума) значения показателей должны изменяться от минимальных до максимальных. В этом последовательном ряду чисел можно выделить пять групп значений, имеющих различный биологический смысл. Минимальные значения показателя (любого из двух) говорят о том, что в составе особи максимальное число молодых структур: если система состоит только из молодых кустов, первый показатель равен (—1.00); если на каждый парциальный куст в системе приходится в среднем по два отбега, как у пролесника, второй показатель δ_{II}=(—0.60). Все значения показателей от минимального до нуля свидетельствуют о наличии и молодых, и старых структур и о количественном преобладании молодых. Показатель равен нулю в том случае, когда число тех и других равно. Значения больше нуля говорят о преобладании старых частей, а (+1.00) означает, что особь

[3] Среднее число отбегов, приходящихся на парциальный куст осоки, — 3.8, на парциальный побег сныти — 2.4 (Смирнова, 1967). Если на каждый куст в особи приходится по 4—5 отбегов, то δ_{II}=(—0.80).

целиком состоит из старых структур. Так как для каждого показателя выделено пять групп значений, из них может быть составлено 25 сочетаний (см. таблицу). Однако не все они являются допустимыми; в некоторых сочетаниях биологический смысл значения одного показателя противоречит смыслу другого. К таким относятся сочетания, отмеченные в таблице номерами 6, 11, 16, 21.

В перечисленных сочетаниях второй показатель имеет минимальное значение, это значит, что каждый парциальный куст в системе имеет отбеги, т. е. что все кусты принадлежат к группе молодых. В таком случае первый показатель δ_I может иметь лишь одно значение (—1.00) (сочетание № 1). Подлежат исключению и сочетания номеров 22, 23, 24: значение первого показателя (+1.00) говорит о том, что в составе особи — только старые кусты, уже лишенные способности образовывать отбеги. В этом

Сочетания двух показателей возрастности особи у длиннокорневищных растений.

δ_I / δ_{II}	−1.00	<0	=0	>0	+1.00
—min	1	6	11	16	21
<0	2	7	12	17	22
=0	3	8	13	18	23
>0	4	9	14	19	24
+1.00	5	10	15	20	25

Примечание. Порядок номеров сочетаний отражает общую направленность старения особи. Подчеркнуты номера реально допустимых сочетаний.

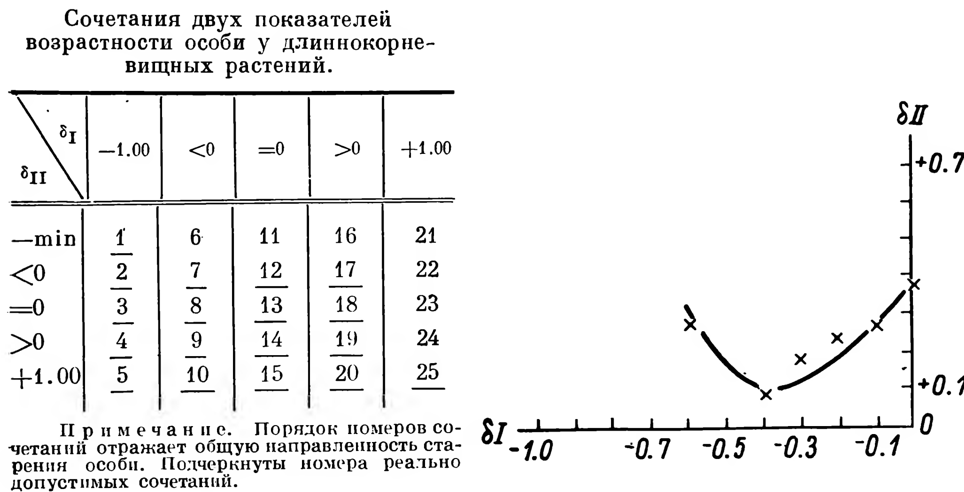


Рис. 1. График зависимости δ_{II} от δ_I.

На оси абсцисс — значения δ_I — показателя возрастности, определяемого соотношением разновозрастных кустов в составе многокустовой особи; *на оси ординат* — значения δ_{II}, определяемого соотношением растущих и коммуникационных корневищ.

случае единственно возможным значением второго показателя δ_{II} может быть (+1.00) (сочетание № 25). Последнее сочетание показателей возрастности (№ 25) имеют сенильные особи, состоящие обычно из незначительного числа старых парциальных кустов. Таким образом, особи генеративного периода могут быть описаны оставшимися 18 сочетаниями δ_I δ_{II}.

Определение показателя δ_I основано на представлении о возрастности особи как средней взвешенной возрастности парциального куста — по аналогии с определением возрастности популяции как средней взвешенной возрастности особи (Уранов, 1973). Вследствие этого изменение показателя δ_I от —1 до +1 описывает, с одной стороны, однонаправленное старение особи, с другой — возрастные изменения парциального куста.

Так как число растущих корневищ (отбегов) у особи зависит от возрастности кустов (т. е. является частной характеристикой возрастности куста), то и показатель δ_{II} определяется в значительной степени показателем δ_I. В таком случае показатель δ_I должен быть признан главным, более полно отражающим возрастный уровень особи. Если какое-то множество особей надо распределить в ряд по старшинству, в первую очередь следует обращать внимание на показатель δ_I, пользуясь вторым показателем как дополнительным при сравнении особей с одинаковым значением δ_I. Оба показателя изменяются одновременно в онтогенезе особи; в частном случае эти изменения могут быть разнонаправленными, т. е. увеличение первого показателя у конкретной особи может сопровождаться уменьшением второго. Так как число отбегов изменяется не только в зависимости от возрастного состояния парциального куста, но и в связи с погодными ус-

ловиями, можно предположить, что второй показатель δ_{II} претерпевает более резкие изменения.

Сопоставление значений двух показателей возрастности на массовом материале (около 100 особей) позволило выявить общий характер зависимости между ними (рис. 1): при увеличении первого второй изменяется по одновершинной кривой (на графике отмечены только достоверные значения δ_{II}). Найденная зависимость не является причинно-следственной и подойти к объяснению ее можно постепенно, подкрепляя логические предположения конкретными данными.

Известно, что многие показатели изменяются в онтогенезе растительной особи по одновершинной кривой. Так же изменяется и число парциальных образований в составе особи: у вегетативноподвижных видов наиболее многочленными являются обычно средневозрастные особи (Донскова, 1972; Смирнова, Торопова, 1972, 1974). Максимальное число парциальных

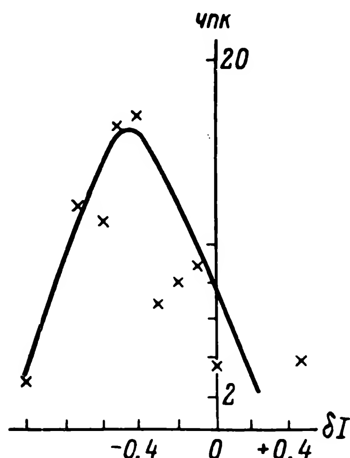


Рис. 2. График зависимости числа парциальных кустов в составе многокустовой особи от показателя возрастности δ_I.

На оси абсцисс — значения показателя возрастности δ_I, определяемого соотношением разновозрастных кустов; *на оси ординат* — число парциальных кустов в составе особи (*чпк*).

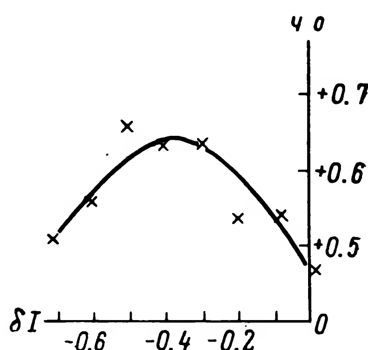


Рис. 3. График зависимости относительного (в пересчете на парциальный куст) числа отбегов (*чо*) в особи от показателя возрастности δ_I, определяемого соотношением разновозрастных кустов.

кустов имеют особи пролесника со значением δ_I в интервале (—0.40)—(—0.50) (рис. 2). В составе этих особей молодых кустов в 2—3 раза больше, чем старых. Эти же особи имеют и наибольшее число отбегов на парциальный куст (рис. 3), что объясняется особенностью онтогенеза парциального куста (см. выше).

Значит, зависимость δ_{II} от δ_I (рис. 1) в наиболее общей форме отражает характер взаимосвязи между возрастностью особи, числом кустов и числом растущих корневищ в системе. Особи со значением показателя δ_I в интервале (—0.40) — (—0.50) являются наиболее многочленными, занимают наибольшую площадь и обладают наиболее высокой способностью разрастаться. Кажется целесообразным именно эти особи квалифицировать как средневозрастные генеративные в противовес высказанному ранее предположению считать средневозрастными те особи, у которых число старых и молодых структур равно (δ_I=0.00).

Таким образом, сопряженные изменения различных количественных показателей позволили выделить три качественно отличных этапа в пределах генеративного периода у пролесника: 1) преобладание процессов новообразования над отмиранием; проявляется при значении δ_I от —1 до —0.50; 2) уравновешивание процессов новообразования и отмирания; характеризуется значением δ_I от —0.50 до —0.40; 3) преобладание процес-

сов отмирания над новообразованием; наблюдается при значениях δ_I от —0.50 до +1.0. Эти три этапа можно охарактеризовать как молодое, средневозрастное и старое генеративное состояние.

Как уже отмечалось выше, δ_{II} имеет подчиненное значение и одновременные изменения δ_I и δ_{II} могут быть разнонаправленными. Эта разная направленность проявляется в тех случаях, когда молодые или зрелые особи не образуют отбеги, а старые — образуют, т. е. она является следствием периодичности появления отбегов. Эта периодичность наблюдается как у пролесника, так и у сныти и осоки волосистой. При отсутствии образования отбегов в развитии особи проявляется лишь одна тенденция — старение, появление отбегов приводит к омоложению особи (или ее потомства, если при этом особь делится), так как каждый отбег является зачатком нового (молодого) парциального куста. Способность многокустовых особей к омоложению, проявляющаяся в образовании молодых кустов, оценивается показателем δ_{II}. Способность эта наиболее часто проявляется у средневозрастных генеративных особей, которые составляют наибольшую часть ценопопуляции пролесника.

Наличие двух противоположно направленных процессов — старения и омоложения, протекающих одновременно, определяет различный биологический смысл показателей δ_I и δ_{II}. Первый характеризует однонаправленное старение организма, второй — периодически возникающие волны омоложения. Это последнее коренным образом отличает длиннокорневищные виды от других биоморф.

Выявление характера взаимозависимости двух показателей возрастности является непременным условием качественного определения возрастного состояния особи. Сопоставив эти данные у группы видов сходной жизненной формы, можно выявить как общие черты, так и особенности старения особи у этих видов (что особенно важно при исследовании взаимодействующих видов, произрастающих в одном ценозе).

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенская С. Т. (1972). Большой жизненный цикл зайцегуба шунганского (*Lagochilus schungnanicus* Knorr.) на Западном Памире. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 12. — Донскова А. А. (1972). Большой жизненный цикл и возрастной состав популяций клевера сходного *Trifolium ambiguum* Bieb. в субальпийском поясе Западного Закавказья. Автореф. дисс. — Ермакова И. М. (1972). Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы *Festuca sulcata* Huds. Автореф. дисс. — Жукова Л. А. (1967). Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на Окских лугах. Автореф. дисс. — Смирнова О. В. (1967). Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. — Смирнова О. В. (1968). Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1972). Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 1. — Смирнова О. В., Н. А. Торопова. (1974). О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций у некоторых длиннокорневищных растений дубрав. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. — Снаговская М. С. (1965). Возрастные состояния желтой люцерны. Уч. зап. МГПИ им. Ленина. Хим., бот., зоол. и гистол. — Трулевич Н. В. (1963). Возобновительные процессы на суходольных пастбищах внутреннего Тянь-Шаня. Автореф. дисс. — Уранов А. А. (1973). Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. Тез. докл. V делегатск. съезда Всес. бот. общ. Киев. — Schmid E. (1963). Die Erfassung der Vegetationseinheit mit floristischen und epimorphologischen Analysen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 73.

Московский государственный
педагогический институт.

Получено 20 I 1975.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 582.261.16

З. И. Глезер

К РЕВИЗИИ РОДА *TRICERATIUM* EHR. SENSU HUSTEDT, 1930 (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GLESER. TO THE REVISION OF THE GENUS *TRICERATIUM* EHR. SENSU HUSTEDT, 1930 (*BACILLARIOPHYTA*)

Критический анализ вымерших и современных видов, объединяемых в настоящее время в род *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, позволил установить, что этот род является гетерогенным и может быть разделен на 5 самостоятельных родов — *Triceratium* Ehr. s. str., *Amphitetras* Ehr. emend., *Pseudotriceratium* Grun., *Trigonium* Cl. s. str. и новый род *Sheshukovia* Gles.

Род *Triceratium* Ehrenberg (1839/1841) в том объеме, как его описал Хустедт (Hustedt, 1930 : 791), широко вошел в литературу, в том числе и в основные отечественные руководства по диатомовым водорослям (Диатомовый анализ, 1949—1950; Основы палеонтологии, 1964). Очень обширный диагноз рода, включающий самые разнообразные признаки, позволяет относить к нему около 500 сильно отличающихся друг от друга видов, хотя и обладающих треугольными или полигональными створками с выростами (без шипов) на углах. Считается, что род *Triceratium* Ehr. известен с позднего мела; расцвет его приходится на палеоген—неоген, в настоящее время распространен повсюду от Арктики до Антарктики в обрастаниях и на дне сублиторальной и литоральной зон морей; относится он к сем. *Biddulphiaceae* D. T. порядка *Biddulphiales* (Основы палеонтологии, 1964).

Изучение рода *Triceratium* представляет большой интерес особенно для палеонтологии, поскольку многие его виды имеют важное стратиграфическое значение и указываются в составе характерных комплексов диатомей для различных подразделений позднего мела, палеогена и неогена.

Род *Triceratium* установлен Эренбергом (Ehrenberg, 1839/1841 : 159) по современному морскому виду *T. favus* Ehr. (тип рода), характеризующемуся специфической структурой створки, состоящей из правильных шестиугольных ареол. Однако по мере изучения современных и ископаемых материалов почти все диатомеи с треугольными или многоугольными створками стали относить к этому роду. Впервые на различный характер структуры у видов рода *Triceratium* Ehr. s. l. обратил внимание Клеве (Cleve, 1868), который выделил один из современных видов этого рода — *T. arcticum* Brightw. — в особый род *Trigonium* Cl., но по мере накопления материала этот род так же, как и род *Triceratium* s. l., потерял свою морфологическую определенность. Несколько позднее Грунов (Grunow, 1884), учитывая особенности структуры, выделил еще один новый род с треугольными створками — *Pseudotriceratium* Grun.

Довольно радикальную попытку разделить род *Triceratium* s. l. на несколько родов предпринял Де Тони (De Toni, 1891—1894). В основу своей классификации он положил число сторон створок: для треугольных

форм он сохранил род *Triceratium* Ehr., виды с четырех- и пятиугольными створками он соответственно включил в ранее описанные роды *Amphitetras* Ehr. и *Amphipentas* Ehr., для шестиугольных — установил новый род *Nothoceratium* D. T.

Самый обширный род — *Triceratium* — этот автор разделил на два подрода *Eutriceratium* и *Triceratiella*, руководствуясь формальным признаком — характером сторон створки (прямые, вогнутые, выпуклые). Интересно, что в пределах каждого подрода Де Тони выделял три группы видов, отличающихся между собой структурой поверхности створок — сетчато-ареолированной, гранулированной (грубопунктирной) и нежнопунктирной. Шютт (Schüttt, 1896) в своей новой системе диатомей предложил рассматривать род *Triceratium* Ehr. s. l. в гораздо большем объеме, чем Де Тони. Роды *Amphitetras* Ehr., *Amphipentas* Ehr. и *Nothoceratium* D. T. он перевел в ранг подродов рода *Triceratium* Ehr. s. l., все виды с треугольными створками он оставил в пределах подрода *Eutriceratium* D. T.

Крайнюю позицию занял Ван Херк (Van Heurck, 1896), вообще ликвидировав род *Triceratium* Ehr. и предложив рассматривать его как синоним рода *Biddulphia* Gray. Его последователем отчасти явился Манн (Mann, 1907, 1925), который в зависимости от строения выростов часть видов рода *Triceratium* Ehr. включил в род *Biddulphia* Gray s. l., а часть — в род *Trigonium* Cl. s. l.

Хустедт (1930), руководствуясь своей идеей о ведущем значении в систематике диатомей порядка *Biddulphiales* типа симметрии их панцирей, все виды с треугольными и многоугольными створками с выростами без шипов отнес к роду *Triceratium* Ehr. Все описанные ранее роды диатомей, обладающие этими двумя признаками, он включил в синонимику рода *Triceratium* Ehr. s. l.

Несколько позднее Хэнди (Hendey, 1937, 1964) снова пересмотрел объем рода *Triceratium* Ehr. Этот автор большое значение придавал структуре створки и строению ее выростов. Он резко ограничил объем рода *Triceratium* Ehr., уточнив его морфологическую характеристику в соответствии с типовым видом *T. favus* Ehr., и восстановил самостоятельность рода *Trigonium* Cl., впервые дав его четкий диагноз. Вместе с тем большое количество видов, описанных в пределах рода *Triceratium* Ehr. s. l., которые отличались по типу строения от *Triceratium* Ehr. s. str. и *Trigonium* Cl. в их узком понимании, Хэнди включил в род *Biddulphia* Gray, значительно расширив объем этого рода.

В последние годы ценные данные для классификации диатомей получены при исследовании структуры створок у видов разных родов в электронном сканирующем микроскопе. Так, по данным Росса и Симс (Ross, Sims, 1971, 1972, 1973), виды, описанные в пределах рода *Triceratium* по особенностям структуры, образуют четыре морфологические группы; часть видов этого рода оставлена авторами в сем. *Biddulphiaceae*, часть перенесена в сем. *Eupodiscaceae*.

Таким образом, существуют различные точки зрения на объем рода *Triceratium* Ehr., и авторы используют разные критерии для его выделения. Как уже указывалось, наибольшее признание, в том числе и в многочисленных работ по биостратиграфии, получила классификация Хустедта, рассматривающая род *Triceratium* Ehr. в наиболее широком объеме. Вместе с тем в упоминавшихся работах совершенно не учитывался исторический критерий.

В настоящей статье сделана попытка при решении вопросов классификации использовать обширные материалы по истории развития рода *Triceratium* Ehr. s. l. С этой целью были изучены коллекции и критически переработаны литературные данные по морским диатомеям различного возраста от позднего мела до настоящего времени.

В классификации таксонов диатомей, особенно высокого ранга, в данной работе придается большое значение строению перфораций панциря, поскольку они непосредственно связаны с обменом веществ клетки. Необходимо подчеркнуть, что перфорации являются функциональными

элементами структуры, непосредственно связанными с обменом веществ клетки.

По совокупности морфологических признаков (строению и расположению перфораций, расположению, форме и структуре выростов и др.) виды рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 могут быть разделены на несколько групп, характеризующихся также своеобразием геологического и отчасти географического распространения (табл. I—IV, см. вклейки).

Первая группа видов отвечает роду *Triceratium* Ehr. sensu Hendey, 1937, типовым видом которого является современный морской сублиторальный вид *T. favus* Ehr. Наиболее характерные признаки этого рода — структура створок из сплошной сети правильных шестиугольных камер-ареол, образующих ряды, параллельные краям треугольных или полигональных, редко эллиптических, створок; выросты на углах створок цилиндрические, заканчивающиеся гиалиновой площадкой, расположены под тупым углом к поверхности створки. Исследование в электронном сканирующем микроскопе показало, что камеры-ареолы представляют собой псевдолокули: на поверхности створок латерально расширяющиеся ребра образуют сеть из правильных шестиугольных ячей-камер, стенки створок (как бы дно камер) пронизаны многочисленными мелкими перфорациями; выросты на углах створок заканчиваются тонко перфорированной пластинкой, окаймленной сплошным кольцом (Ross, Sims, 1971, 1973). Такое строение выростов, по мнению Росса, Симс (Ross, Sims, 1971, 1973) и Симонсена (Simonsen, 1972), свидетельствует о близости рода *Triceratium* Ehr. s. str. к представителям порядка *Eupodiscales* (сем. *Eupodiscaceae*).

Первое появление видов рода *Triceratium* Ehr. s. str. отмечается для конца позднего эоцена: три вида, описаны из Оамару (Новая Зеландия), один вид — из Луганской обл. Большее распространение род получил в миоцене, — известно около 10 видов из Испании, Греции, Венгрии, Индии, Сев. Америки, с о. Явы. В современных морях, преимущественно в литорали и сублиторали, по подсчетам Хэнди (1964), обитает около 30 видов.

Ко второй группе относятся виды двух близких родов — *Amphitetras* Ehr. и *Amphipentas* Ehr. Исследование их типовых видов в сканирующем микроскопе (Ross, Sims, 1971) показало, что основное их различие заключается не в числе сторон створок, а в особенностях структуры. У *Triceratium antediluvianum* Ehr. (тип рода *Amphitetras* Ehr.) и у *T. pentacrinus* (Ehr.) Wall (тип рода *Amphipentas* Ehr.) на поверхности створок имеется сеть из неправильных полигональных ячеек, образованная тонкими ребрами. У первого вида в каждой ячейке расположено по одной ареоле, а у второго — по нескольку. Выросты на углах у обоих родов одинаковые цилиндрические, заканчивающиеся перфорированной пластинкой, окаймленной ребром. По строению выростов оба рода имеют сходство с родом *Triceratium* Ehr. s. str.

Кроме указанных отличий в строении ареол, особенно резко заметных в электронном микроскопе, имеются четкие различия, видные и в световом микроскопе. Оба рода, и *Amphitetras* Ehr., и *Amphipentas* Ehr., характеризуются концентрически волнистым рельефом створки, расположением неправильных полигональных ареол в радиальных и концентрических рядах.

Немногочисленные виды обоих родов отмечаются с позднего миоцена на Украине, в Венгрии, на о. Гаити, в Сев. и Южн. Америке, на о. Ява. В настоящее время они являются обитателями литорали теплых морей — Черного, Средиземного, Японского, найдены у берегов о. Мадагаскар, Сейшельских островов, в заливе Кампече (Мексиканский залив). По предварительным подсчетам к тому и другому роду относится по 7 видов.

Близкая морфологическая характеристика обоих родов, сходные ареалы и сходная геологическая история позволяют поставить вопрос об их объединении в один род, за которым по правилам приоритета должно быть сохранено название *Amphitetras* Ehr.

Третью группу составляют два близких по структуре рода — *Trigonium* Cl. s. str. и *Pseudotriceratium* Grun. Структура их створок состоит из поли-

гональных ареол в радиальных рядах, образующих сплошную сеть. Внешняя стенка ареол часто пороидная, внутрь панциря ареолы открываются крупной порой. Изучение в сканирующем микроскопе строения ареол у *Triceratium formosum* Brightw. (Ross, Sims, 1971, 1972) показало, что они представляют собой локули, открывающиеся внутрь панциря круглой порой, а снаружи затянутые куполообразной мембраной (velum), пронизанной мельчайшими отверстиями. Такая структура типична для рода *Coscinodiscus* Ehr. сем. *Coscinodiscaceae* Kütz. порядка *Discinales.*

Род *Pseudotriceratium* Grun. отличается от рода *Coscinodiscus* Ehr. треугольной формой створки. Выросты на углах створки, которые в сканирующем микроскопе имеют вид трубочек с воронкообразным расширением на внешнем конце, а в световом — коротких тупых шипиков, наблюдаются и у некоторых видов рода *Coscinodiscus* Ehr. Исходя из особенностей структуры, Карстен (Karsten, 1928) включил род *Pseudotriceratium* в синонимику рода *Coscinodiscus* Ehr., Хустедт же (Hustedt, 1930), считая ведущим признаком форму створки, рассматривал этот род как синоним рода *Triceratium* Ehr. s. l.

По предварительным подсчетам, род *Pseudotriceratium* Grun. включает 4—5 видов, самый древний из них — раннеэоценовый — найден на о. Морс в Дании. В среднем — позднем эоцене в морских бассейнах на территории Западно-Сибирской низменности и Западного Казахстана был распространен *P. chenevieri* (Meist.) Gles.; единичные виды этого рода известны также из миоцена Испании, Индии, о. Ява, плиоцена Камчатки; в современных морях обитает *Pseudotriceratium cinnamoneum* (Grev.) Gles.

У рода *Trigonium* Cl. s. str. отличие от рода *Coscinodiscus* более существенное, заключающееся не только в форме створки, но и в строении ее концов. Специфической особенностью рода *Trigonium* Cl. является наличие на углах створок невысоких выпуклостей с закругленными вершинами, густо покрытых мелкими круглыми ареолами или порами. Такое строение концов, по-видимому, может рассматриваться как приспособление к донному образу жизни; клетки прикрепляются к субстрату или соединяются друг с другом при помощи пучка слизистых тяжей, выходящих из пор на концах створок.

Единичные виды рода *Trigonium* Cl. s. str. известны с конца позднего эоцена (Оамару, Новая Зеландия, о. Барбадос, Малые Антильские о-ва), около 18 видов указывается для миоцена Венгрии, Японии, Индии, Сев. Америки, о. Ява. В литорали и сублиторали современных морей Хэнди (1964) отмечает около 30 видов, распространенных от Арктики до Антарктики.

По-видимому, можно с достаточным основанием предположить генетическую связь рода *Trigonium* Cl. s. str. через род *Pseudotriceratium* Grun. с более древним родом *Coscinodiscus* Ehr., хотя Росс и Симс (1973) и помещают этот род в *Biddulphiaceae.*

Самая обширная, четвертая группа включает разнообразные виды, выделяемые нами в новый род *Sheshukovia.* В отличие от трех групп, рассмотренных выше, в эту группу входят виды со структурой створок из свободных округлых довольно крупных ареол и более мелких ареол или пор между ними, т. е. с «гранулированной» структурой по Де Тони (1891—1894) и Хэнди (1964).

Ниже приводится описание нового рода и других родов.

Род **Sheshukovia** Gles. gen. nov.

Biddulphia Gray sensu Van Heurck, 1896 : 466, pro parte; sensu Hendey, 1964 : 101, pro parte. — *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 : 791, pro parte. — *Trigonium* Cl., sensu Mann, 1907 : 289, pro parte.

Frustula prismatica trigona, rarius tetra-hexagona. Valvae trigonae, rarius polygonae, rarissime orbiculares flexu distincto ad faciem recto, ad extremitates convexitates haud altas, raro eminentias verticales (cornua spinis destituta) gerentes, interdum extremitatibus subplanis praeditae, facie aequali, raro radialiter vel concentrice undulata, angulis interdum a parte centrali sulcis sejunctis (a sulcis intra frustula pseudoseptis brevi-

bus protrusis). In nonnullis speciebus ad marginem flexus diaphragma plus minusve latum adest. Structura valvae ex areolis liberis orbicularibus, areolis rarioribus et minoribus (vel poris) interspersis, in convexitatibus areolis (vel poris) minoribus et densioribus quam in partibus valvae ceteris. In speciebus nonnullis facies valvae costis, interdum spinis tecta.

Genus marinum. Creta Posterior — Tempus nostrum.

Genus in honorem exploratoris *Bacillariophytorum* clarissimi V. S. Sheshukovae-Poretzkajae nominatur.

Typus generis — *Triceratium kolbei* var. *uralense* Jousé (Жузе, 1951, стр. 34, табл. 3, фиг. 2), Palaeocaenum Prius, declivitas montium uralensium orientalis.

К роду *Sheshukovia* относится около 200 морских видов, распространенных от позднего мела до настоящего времени.

Род назван в честь известного специалиста по диатомовым водорослям В. С. Шешуковой-Порецкой.

Тип рода — *Triceratium kolbei* var. *uralense* Jousé (Жузе, 1951: 34, табл. 3, фиг. 2), нижнеталицкая подсвита, ранний палеоцен, восточный склон Урала.

Новый род, хотя и сходен по форме панциря с родами *Triceratium* Ehr. s. str. и *Trigonium* Cl. s. str., резко отличается от них характером структуры, а от первого рода, кроме того, и строением выростов. По особенностям структуры и характеру выростов род *Sheshukovia* ближе всего к роду *Biddulphia* Gray s. str.,[1] но отличается от него призматической формой панциря с треугольными и многоугольными створками, а также отсутствием у большинства видов борозд и псевдосепт.

По совокупности морфологических признаков род *Sheshukovia* относится к порядку *Biddulphiales* наряду с родами *Biddulphia* Gray, *Entogonia* Grev., *Hemiaulus* Ehr., *Trinacria* Heib., *Anaulus* Ehr., *Eunotogramma* Weisse, *Terpsinoe* Ehr., *Leudugeria* Temp., *Porpeia* Bail., с которыми он прямо или косвенно связан единством происхождения. Находки первых наиболее примитивных и сравнительно немногочисленных (10—15) представителей рода *Sheshukovia* относятся к позднему мелу (сантон-кампан восточного склона Урала, маастрихт Калифорнии). В раннепалеоценовой диатомовой флоре, известной из Среднего Поволжья и с восточного склона Урала, число видов этого рода почти удваивается; в эоцене продолжается интенсивное видообразование: с Украины, из Западного Казахстана, Западной Сибири, Новой Зеландии, с о. Барбадоса и других местонахождений эоценовых диатомей известно около 100 видов *Sheshukovia*. В неогене число видов этого рода заметно уменьшается, хотя отдельные их находки отмечаются в Южной Европе, на юге европейской части СССР, в Японии, Калифорнии; несколько больше их на о. Ява. Ареалы современных видов рода *Sheshukovia* приурочены к субтропикам и тропической зоне Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Вероятно, род *Sheshukovia* с достаточным основанием может считаться тепловодным. При реконструкции палеогеографических условий образования палеогеновых и неогеновых диатомитов это предположение может представлять определенный интерес.

Таким образом, род *Sheshukovia* характеризуется специфическими морфологическими признаками, геологическим и географическим распространением, экологическими особенностями. Генетически он тесно связан с родами порядка *Biddulphiales*.

Род *Pseudotriceratium* Grun. (Grunow 1884 : 83).

Coscinodiscus Ehr. sensu Karsten, 1928 : 212, pro parte. — *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 : 791, pro parte.

---

[1] Род *Biddulphia* Gray в данной статье понимается по Де Тони (1891—1894), в гораздо более узком объеме, чем в системе диатомей Хустедта (1930), принятой в «Основах палеонтологии» (1964) и других отечественных работах. К роду *Biddulphia* относятся сравнительно немногие морские виды с цилиндрическими панцирями, имеющими на полюсах вертикальные выросты с закругленными вершинами, густо покрытыми мелкими круглыми ареолами или порами, со створками, пересеченными бороздами, с псевдосептами и со структурой из свободных округлых ареол. Тип рода — *B. biddulphiana* (Smith) Boyer.

Створки треугольные, редко четырехугольные, равномерно выпуклые, без выростов и выпуклостей на концах. Структура из полигональных ареол, образующих сплошную сеть. Ареолы в радиальных, редко во вторичных концентрических рядах, иногда ряды ареол образуют пучки. На углах створки имеются короткие шипики, иногда многочисленные шипики расположены по краю створки. В сканирующем микроскопе ареолы представляют собой локули, снаружи закрытые ситовидной мембраной, внутрь створки открывающиеся крупной порой; шипики на углах и по краям створок представляют собой короткие трубочки, воронкообразно расширенные на внешнем конце.

К роду *Pseudotriceratium* относится 4—5 морских видов, распространенных с раннего эоцена до настоящего времени.

Тип рода — *Pseudotriceratium fallax* Grun., l. c. Формация Молер, нижний эоцен, о. Морс, Дания.

Род *Trigonium* Cl. (Cleve, 1868 : 663).

Hendey, 1964 : 109; nec Mann, 1907 : 289. — *Biddulphia* Gray sensu Van Heurck, 1896 : 466, pro parte. — *Nothoceratium* D. T., 1891—1894 : 914, pro parte. — *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 : 791, pro parte.

Панцири призматические или цилиндрические, с пояска прямоугольные. Створки треугольные, реже четырех- шестиугольные или эллиптические, с небольшими выпуклостями на концах. Ареолы на створке полигональные в радиальных рядах, образуют сплошную сеть, иногда в центре ареолы разреженные, свободные. Выпуклости покрыты более мелкими плотно расположенными круглыми порами. В сканирующем микроскопе ареолы представляют собой локули, снаружи закрытые ситовидной мембраной и открывающиеся внутрь клетки круглой крупной порой.

К роду *Trigonium* Cl. относится около 30 морских видов, распространенных с позднего эоцена до настоящего времени.

Тип рода — *Triceratium arcticum* Brightw. 1853 : 250, tab. 4, fig. 11, современный, морской.

Род *Triceratium* (Ehrenberg, 1839/1841 : 159).

Hendey, 1964 : 107. — *Nothoceratium* D. T., 1891—1894 : 914, pro parte. — *Biddulphia* Gray sensu Van Heurck, 1896 : 466, pro parte.

Панцирь призматический. Створки треугольные, реже четырех-восьмиугольные с цилиндрическими полыми выростами-рогами на углах, направленными под тупым углом к поверхности створки. На выростах иногда мелкие шипики. Более или менее правильные шестиугольные ареолы в рядах, параллельных краям створки, образуют сплошную сеть. Внутренняя стенка ареол пороидная. В сканирующем микроскопе ареолы представляют собой псевдолокули: шестигранные ячеи сети образованы латерально расширенными ребрами, стенка же створки пронизана плотно расположенными пороидами. Имеется поясковый ободок, покрытый нежными ареолами.

К роду *Triceratium* относится около 30 морских видов, распространенных с позднего эоцена до настоящего времени.

Тип рода — *Triceratium favus* Ehr. l. c., современный из Северного моря.

Род *Amphitetras* Ehr. (emend. Ehrenberg, 1839/1841 : 142).

Amphipentas Ehr. (Ehrenberg, 1839/1841 : 142). — *Biddulphia* Gray sensu Van Heurck, 1896 : 466, pro parte. — *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 : 791, pro parte.

Панцирь кубической или призматической формы. Створки четырех-пятиугольные, обычно с вогнутыми сторонами, часто с концентрически-волнистой поверхностью. На углах створок невысокие выросты в виде глазков с плоскими бесструктурными вершинами, иногда окаймленные, выросты направлены под тупым углом к поверхности створки. На створке ареолы круглые, свободные или сомкнутые в сеть в радиальных и концентрических рядах, нередко между ареолами тонкие радиальные или концентрические ребра. В сканирующем микроскопе структура створок представляет собой сеть из тонких ребер, в неправильных полигональных петлях которой расположено по одной или по нескольку круглых пороидов;

вершины выростов представляют собой пластинку, пронизанную мелкими порами и окаймленную сплошным кремнеземным ободком.

К роду *Amphitetras* Ehr. emend. относится около 14 морских видов, распространенных с позднего миоцена до настоящего времени.

Тип рода — *Amphitetras antediluviana* Ehr. 1839/1841 : 142, современный, морской.

Полученные данные позволяют сделать заключение, что род *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 является сборным. Он может быть разделен на пять самостоятельных родов — *Sheshukovia* Gles., *Pseudotriceratium* Grun., *Trigonium* Cl. s. str., *Amphitetras* Ehr. emend., *Triceratium* Ehr. s. str. Каждый из них характеризуется комплексом морфологических признаков наряду с особой геологической историей, географическим распространением и занимает особое положение в системе диатомовых водорослей.

На основании новых данных по систематике должен быть пересмотрен состав комплексов диатомей, характерных для различных стратиграфических подразделений.

В состав позднемеловых, раннепалеоценовых, ранне-, средне- и позднеэоценовых комплексов из различных районов Советского Союза входят преиущественно виды рода *Sheshukovia* Gles., виды же родов *Trigonium* Cl. s. str., *Triceratium* Ehr. s. str., *Amphitetras* Ehr. emend. приобретают стратиграфическое значение только с неогена.

ЛИТЕРАТУРА

Диатомовый анализ. (1949—1950). 1—3. Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. — Жузе А. П. (1951). Диатомовые палеоценового возраста Северного Урала. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, 7. — Основы палеонтологии. (1964), 14. — Brightwell T. (1853). On the genus *Triceratium* with descriptions and figures of the species. Quarterly J. Microscop. Sci., 1. — Cleve P. T. (1868). Diatomaceer fron Spetsbergen. Öfversigt Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandlingar, 24. — De Toni J. B. (1891—1894). Sylloge Algarum, 2, *Bacillarieae*. — Ehrenberg C. C. (1839/1841). Über noch jetzt zahlreichlebende Thierarten der Kreidebildung und den Organismus der Polythalamien. Abhandl. Königl. Akad. Wissensch. zu Berlin. — Grunow A. (1884). Die Diatomeen von Franz Josef's Land. Dekschr., Königl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Klasse, 48, 2. — Hendey N. I. (1937). The plancton diatoms of the southern sees. «Discovery» Report., 16. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British Coastal Waters. Part V. *Bacillariophyceae* (Diatoms). Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Fisheries Investigations. Ser. IV. London. — Hustedt F. (1930). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, 7, 1. — Karsten G. (1928). Die Bacillariophyta (Diatomeen). In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. 2. — Mann A. (1907). Report on the Diatoms of the Albatros voyages in the Pacific ocean, 1888—1904. Contrib. U. S. Nat. Herb., 10, 5. — Mann A. (1925). Report of the Philippine Islands. U. S. National Museum, Bull. 100, 6, 1. — Ross R., P. Sims. (1971). Generic limits in the *Biddulphiaceae* as indicated by the scanning electron microscope. Scanning electron microscopy; systematic and evolutionery applications. London. — Ross R., P. Sims. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. British Phycolog. J., 7. — Ross R., P. Sims. (1973). Observations on family and generic limits in the Centrales. Beihefte zur Nova Hedwigia, 45. — Schütt F. (1896). *Bacillariales* (*Diatomeae*). In: A. Engler, K. Plantl, Natürlichen Pflanzenfamilien, 1. 1b. — Simonsen R. (1972). Ideas for a more natural systeme of the centric diatoms. Beihefte zur Nova Hedwigia, 39. — Van Heurck H. (1896). A treatise on the *Diatomaceae*.

Всесоюзный
научно-исследовательский
геологический институт (ВСЕГЕИ)
Ленинград.

Получено 2 IX 1974.

УДК 581.524.4(571.568)

О. И. Сумина

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БАЙДЖАРАХОВ О. КОТЕЛЬНОГО (НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

O. I. SUMINA. VEGETATION OF THE BAYDZHERAKHS OF THE KOTELNY ISLAND (NEW SIBERIAN ISLANDS)

Типичнейшим ландшафтом низменностей о. Котельного (Новосибирские острова) являются массивы бугров — байджарахов. Они представляют собой интересную модель для изучения неоднородности растительного покрова: не только отдельные бугры и ложбины в одном массиве, но и массивы в целом отличаются друг от друга по растительности.

На основе материалов, собранных в 1974 г. на о. Котельном, выделено (по растительности) 5 типов бугров и 4 типа ложбин. Проведенная типизация использована при описании массивов байджарахов, характерных для острова.

Попытка типизации растительности бугров и ложбин, а также описание массивов как территориальных единиц осуществлены впервые, так как до сих пор байджарахи изучали с точки зрения их генезиса и динамики их растительности.



Рис. 1. Массив байджарахов на о. Котельном. Июль 1974 г.

До сих пор некоторые арктические острова продолжают оставаться труднодоступными для широких ботанических исследований. К их числу можно отнести и о. Котельный. Наиболее полные сведения о его растительности содержатся в работе Б. Н. Городкова (1956), написанной по материалам 1947 г. В статье Ю. А. Кручинина (1963) также можно найти некоторые сведения о растительности острова (район бухты Темп).

Типичнейшим ландшафтом низменностей о. Котельного являются группы бугров — байджарахов (рис. 1). Еще Э. В. Толль (1897 : 96) назвал их «крайне характерной составной пейзажа» всех Новосибирских островов. На пологоувалистой низменности о. Котельного, прорезанной долинами многочисленных рек и ручьев, байджарахи встречаются повсеместно: на склонах долин, вдоль берега моря, на вершинах неширокиx водоразделов.

Байджарахи представляют собой бугры разнообразной формы (плосковершинные, конусовидные, округлые и т. д.). Поскольку они чаще приурочены к склонам, стороны бугра имеют различную длину (рис. 2). Ми-

нимальная отмеченная нами высота бугров 0.2—0.3 м, максимальная — 4—5 м. Диаметр их колеблется от 3 до 10—12 м, обычно он равен 5—7 м. Друг от друга бугры отделены ложбинами, ширина которых 3—7 м.

Байджарахи всегда встречаются группами. Б. А. Тихомиров (1958) называл их колониями. Такую группу бугров, а также ложбины между ними мы именуем массивом байджарахов. Площадь массивов может сильно варьировать: от 3000 до 100 000 м² (по нашим данным).[1] На 1000 м² приходится 8—15 бугров (40% от всей площади массива).

Даже в пределах одного массива байджарахи могут сильно отличаться друг от друга как по размерам и форме, так и по растительности. Это объясняется различиями в скорости формирования бугров, зависящей прежде всего от положения их в рельефе (на склоне), а кроме того, сменами самих растительных группировок. Наличие в массиве несхожих по растительности байджарахов отмечали Б. А. Тихомиров (1938, 1958), Е. В. Дорогостайская (1959) и др. Однако обычно в работах о байджарахах речь идет только о растительности бугров, а ложбины остаются практически без внимания. Исключение составляют статьи Б. Н. Городкова (1956) и В. Д. Александровой (1963, 1968, 1970). Уместно в связи с этим привести слова Б. Н. Городкова (1956 : 48): «Растительность низин между байджарахами находится в тесной связи с растительностью самих байджарахов». Растительные группировки ложбин, так же как и бугров, в пределах одного массива довольно разнообразны.

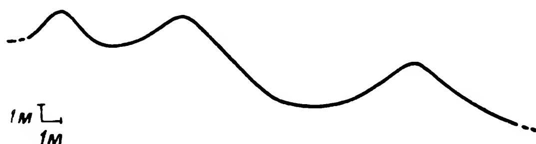


Рис. 2. Схема расположения байджарахов на склоне.

Массивы байджарахов, если рассматривать их в целом, также отличаются друг от друга. Это вызвано рядом взаимосвязанных причин: скоростью и продолжительностью процессов образования массива, положением его в мезорельефе, механическим составом грунтов, режимом увлажнения, растительностью и ее изменениями.

Таким образом, массивы байджарахов являются интересной моделью для изучения неоднородности растительного прокрова. Последняя часто затрудняет выделение фитоценозов в их обычном понимании. Особенно сложно решить этот вопрос, когда пестрота растительного покрова вызвана микро- и мезорельефом (полигональные болота, массивы байджарахов и т. д.). По-видимому, необходимо изучение этих растительных комплексов как территориальных единиц, а следовательно, и их типизация.

В этом случае нам кажется целесообразным применение разрабатываемых картографами пространственных территориальных единиц растительного покрова (Карамышева, Рачковская, 1962, 1968; Исаченко, 1966; Гуричева и др., 1967, и др.). В названных работах для гетерогенного растительного покрова предложены такие пространственные единицы, как комплекс, микропоясный ряд, ряд комплексов, совокупность серий и т. д. К какому типу единиц отнести массивы байджарахов, покажут дальнейшие исследования. В настоящей работе осуществлен только их первый этап.

Рассматривая массив байджарахов как территориальную единицу, мы провели систематизацию элементов (растительных группировок бугров и ложбин), слагающих неоднородный растительный покров массива. Наша работа является первой попыткой в этом направлении, так как до настоящего времени внимание исследователей привлекало прежде всего изучение динамики растительности байджарахов и их генезиса (Тихомиров, 1938, 1948, 1950, 1958; Городков, 1956; Дорогостайская, 1959; Александрова, 1963, 1968, 1970, и др.).

Вопрос о происхождении байджарахов довольно сложен. Определенно решить его до сих пор не удалось, так как для этого необходимо осуще-

[1] Б. А. Тихомиров (1958) приводит некоторые данные о площади массивов для Таймыра: минимальное значение 9250 м², максимальное — 55 000 м².

ствление специальных геоморфологических и гидрогеологических исследований. По наиболее распространенным представлениям, байджарахи формируются в результате таяния почвенного крупнополигонально-жильного льда. Б. А. Тихомиров (1950, 1958), разрабатывая эту точку зрения, предположил, что массивы байджарахов возникают на месте древних полигональных болот. Принимая это объяснение генезиса байджарахов, мы, однако, не можем пока полностью отрицать и другие возможные пути их образования: вытаивание твердых включений из толщи ископаемых льдов, выпирание грунта нарастающей ледяной линзой и т. д. (Ермолаев, 1932; Городков, 1956, и др.).

Постепенное разрушение полигонально-жильных льдов, вызванное термокарстом, характерно для многих районов высокоширотной Арктики.

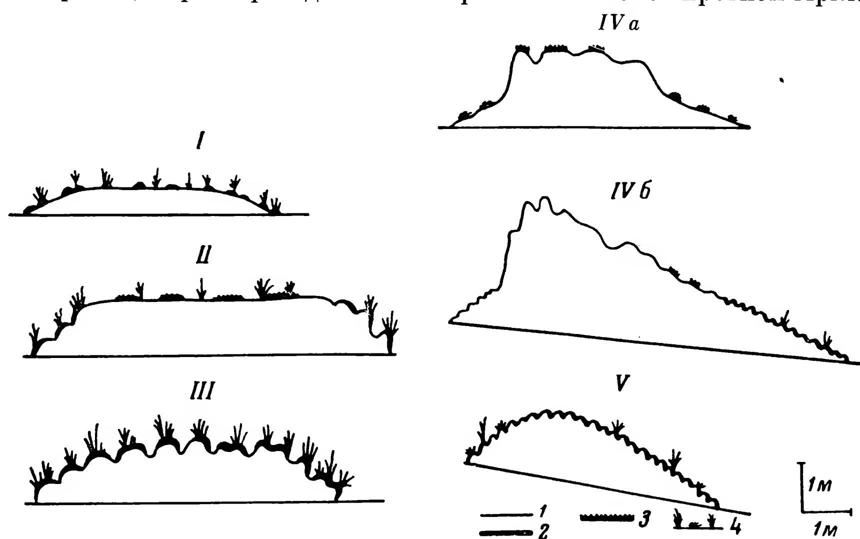


Рис. 3. Схема распределения растительного покрова на буграх различных типов.

I — злаково-ивково-моховой пятнистый тундровый; II — злаково-ивково-лишайниковый тундровый; III — разнотравно-злаковый луговинный; IV (а, б) — разреженно-разнотравно-злаковый эродированный; V — разнотравно-лишайниковый нивальный. 1 — незадернованный суглинок; 2 — лишайниково-моховая дернина; 3 — накипные лишайники на участках деградирующей растительной дернины; 4 — злаки и разнотравье.

Даже на ровной поверхности плакоров, занятых пятнистыми тундрами, удается заметить признаки этого процесса: поверхность расчленена на крупные (около 15 м в поперечнике) полигоны, высота которых не более 10—15 см, разделенные между собой понижениями шириной 3—5 м. Существующие едва уловимые физиономические различия между растительностью этих полигонов и ложбин при геоботаническом описании выявить практически не удается.

Зачастую переход от описанных крупных полигонов к плосковершинным невысоким буграм настолько постепенен, что даже может затруднить проведение границы между плакорной тундрой и массивом байджарахов. Таким образом, массивы байджарахов следует рассматривать как крайнее выражение широко распространенных в арктической тундре процессов таяния полигонально-жильных льдов. Последние ведут к формированию специфического мезорельефа, определяющего сложное горизонтальное расчленение растительного покрова арктической тундры.

Материалы, собранные летом 1974 г. на о. Котельном, позволили нам предварительно наметить основные типы как для бугров и ложбин, так и для массивов байджарахов в целом.

В основу выделения типов бугров и ложбин положен характер растительного покрова (для бугров использован, кроме того, ряд физиономических признаков). Значительные затруднения вызвали названия типов. Мы не могли называть их по доминирующим видам, так как, во-первых,

большинство сообществ полидоминантно, и названия получились бы слишком громоздкими; во-вторых, между выделенными типами различия часто скорее количественные, чем качественные. Последнее обстоятельство хорошо известно для растительных группировок тундры (Griggs, 1934, 1936, и др.): видовой состав двух сообществ может быть почти идентичен, а количественные соотношения видов в них сильно различаются. Поэтому в названиях указаны основные доминирующие виды или группы. Мы попытались отразить также общий облик растительных группировок; например, бугры мы называли тундровыми, эродированными и т. д.

Бугры

I. **Злаково-ивково-моховые пятнистые тундровые** (рис. 3, *I*) (для краткости в дальнейшем мы будем называть их тундровыми пятнистыми). Это некрупные (диаметр около 5 м) округлые бугры, высота которых не превышает обычно 0.5 м; растительность на них очень сходна с плакорной. Примерно 50% площади бугра занимают пятна (диаметр 0.3—0.5 м) слабо задернованного суглинка. Они окружены не сплошными валиками, а отдельно стоящими бугорками высотой 10—12 см; на этих бугорках поселяется основная масса растений. Основу растительной дернины составляют мхи,[2] занимающие 40—50% всей площади бугра (*Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske — 15%, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr. — 10%, *Ditrichum flexicaule* (Schleich.) Hampe и *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G. — вместе дают 10% и др.). Около 10—15% покрытия по отношению к бугру в целом составляют лишайники, причем основная роль принадлежит накипным (*Baeomyces carneus* (Retz.) Floerke, *Lecanora epibryon* Ach., *Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lynge, *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge, *O. gyalectina* (Nyl.) Zahlbr., *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis., *Psoroma hypnorum* (Wahl.) Grey и др.). Из цветковых доминируют *Salix polaris* Wahlenb. (проективное покрытие 20—25%),[3] *Alopecurus alpinus* Smith (5—10%), иногда *Luzula confusa* Lindb. (1—5%). В сообществе много *Oxyria digyna* (L.) Hill и видов *Poa*. На пятнах — побеги *Alopecurus alpinus*, *Juncus biglumis* L., по краям — накипные лишайники.

II. **Злаково-ивково-лишайниковые тундровые** (рис. 3, *II*) (тундровые лишайниковые). Эти бугры обычно выше, чем пятнистые тундровые: 0.5—1 м, диаметр 6—8 м. Растительность на плоской вершине напоминает плакорную тундру водораздела, на склоне которого развиваются описываемые байджарахи. Растительный покров (в него вкраплены мелкие — 15—20 см в диаметре — пятна суглинка) занимает 60—70% площади бугра, причем основная роль в сообществе принадлежит накипным лишайникам (проективное покрытие 45% при 50% для всех лишайников). Наиболее распространены *Caloplaca cinnamomea* (Th. Fr.) Oliv., *C. stillicidiorum* (Vahl.) Lynge, *Lecanora epibryon*, *Ochrolechia gyalectina*, *Pachyospora verrucosa* (Ach.) Mass., *Pertusaria diffusilis* Erichs., *P. glomerata* (Ach.) Schaer., *Rinodina turfacea* (Ach.) Koerb. Среди мхов (проективное покрытие 10—15%) преобладают *Timmia austriaca* Hedw., *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. Цветковые занимают 30—40% площади: *Salix polaris* (10—20%), *Alopecurus alpinus* (7—10%), *Saxifraga caespitosa* L. (1—5%), много *Papaver polare* (Tolm.) Perf., *Potentilla emarginata* Pursh, *Draba macrocarpa* Adams. Иногда в сообществе обильна *Luzula confusa* (1—5%).

По краям бугра суглинок обваливается глыбами (30—40 см в поперечнике), на которых сохраняются небольшие участки старой дернины. На этих глыбах поселяются и пионерные виды: *Cochlearia groenlandica* L., *Draba macrocarpa*, *Stellaria edwardsii* R. Br. и др.

---

[2] Мхи определены О. М. Афониной (БИН АН СССР), лишайники — Т. Х. Пийн (Тартуский университет). Автор приносит им глубокую благодарность.

[3] Здесь и далее проективное покрытие указано по отношению ко всей пробной площади описания (около 30 м²).

III. **Разнотравно-злаковые луговинные** (рис. 3, *III*) (луговинные). Невысокие — 0.8—1.2 м бугры, диаметром 4—7 м, сложенные крупными глыбами суглинка, имеющими поперечник 40—50 см при высоте 15—20 см. Растительная дернина покрывает вершины глыб, а на их суглинистых стенках поселяются накипные лишайники. Общее задернение поверхности бугра 60—70%. Очень обильны цветковые — проективное покрытие 50%, тогда как накипные лишайники и мхи имеют покрытие 30—40 и 10—20% соответственно. Набор доминантов обычен: *Salix polaris* (20—25%), *Alopecurus alpinus* (7—15%), *Luzula confusa* (1—7%), *Poa alpigena* (Fries) Lindm. (+—5%). Характерной чертой описываемых сообществ является большое обилие *Oxyria digyna*, проективное покрытие которого достигает 10—15%. Красноватые побеги кисличника и ярко-зеленые листья пышно разрастающегося лисохвоста видны издалека, и бугор четко выделяется на фоне блеклой зелени окружающих ложбин.

IV. **Разреженно-разнотравно-злаковые эродированные** (рис. 3, *IV*) (эродированные). Эта группа — сборная, объединяет бугры очень разные по форме (плосковершинные, конусовидные) и размерам (высота 0.5—5 м, диаметр 4—10 м). Общее для всех то, что вершина бугра почти лишена растительности. Иногда на плосковершинных буграх сохраняются небольшие, менее 25% площади байджараха, участки растительного покрова, напоминающие растительность тундровых лишайниковых бугров. В нижней части склонов эродированных бугров растительные группировки состоят из пионерных видов: *Cochlearia groenlandica*, *Phippsia algida* (Soland.) R. Br., *Draba macrocarpa*, *D. subcapitata* Simmons, *D. oblongata* R. Br. и др. Поверхность почвы здесь затянута пленкой накипных лишайников и ювенильных мхов.

Особо следует выделить плоские эродированные байджарахи (высота не более 0.5—1 м), на которых разрастается *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. Ее куртины располагаются на значительном расстоянии друг от друга и занимают 5—25% площади бугра. Обязательным спутником *P. angustata* на таких байджарах является *Cerastium bialynickii* Tolm. В качестве примера приводим описание одного такого эродированного бугра с *Puccinellia angustata*.

Бугор плосковершинный, высота около 1 м, горизонтальные размеры 4.5 × 6 м. Растительность покрывает 5% площади бугра. Отдельные куртины цветковых приурочены к его краю: *Deschampsia borealis* (5%), обильны *Cerastium bialynickii* и *Phippsia algida*; найдены также *Papaver polare*, *Cochlearia groenlandica*. Лишайников немного: *Caloplaca stillicidiorum*, *Caloplaca* sp., *Lecanora epibryon*, *Physconia muscigena* (Ach.) Nyl., *Rinodina turfacea*, *Ochrolechia* sp. и др. Мхов нет.

V. **Разнотравно-лишайниковые нивальные** (рис. 3, *V*) (нивальные). Эти бугры имеют конусовидную форму, высота их 1.5—3 м, диаметр 5—7 м. Сложены округлыми мелкими (10—15 см в поперечнике) бугорками суглинка, почти вся поверхность которых затянута коркой, образованной слоевищами накипных лишайников и печеночниками (*Gymnomitrium corallioides* Nees, *Anthelia* sp., *Cephaloziella* sp.). Растительность, таким образом, занимает 70—80% площади бугра, при этом накипные лишайники и печеночники дают 50—60% покрытия, мхи — только 15—20%, цветковые — 10—20%. Наиболее многочисленны *Cochlearia groenlandica*, *Phippsia algida*, *Draba macrocarpa*, *Saxifraga cernua* L., *Papaver polare*, *Alopecurus alpinus*, *Stellaria edwardsii*.

Ложбины

Описанные ниже 4 типа ложбин весьма неоднородны. Это касается прежде всего I типа, как наиболее распространенного и, естественно, образующего многочисленные варианты. В дальнейшем, вероятно, количество выделяемых типов увеличится.

I. **Злаково-ивково-моховые пятнистые.** Растительность напоминает плакорную и сообщества тундровых пятнистых бугров. Однако по

сравнению с ними сомкнутость растительного покрова здесь больше — 60—70%. Основу растительной дернины вокруг пятен составляют мхи (наиболее обильны *Bartramia ityphylla* Bird., *Ditrichum flexicaule*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*). Характерно большое количество кустистых и листоватых лишайников, которые имеют проективное покрытие 20—30% (группа накипных только +—10%): много *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *C. laevigata* Rassad., *Dactylina ramulosa* (Hook.) Tuck., *Nephroma expallidum* Nyl.) Nyl., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., *P. rufescens* (Weis) Humb., *Sticta arctica* Degel., *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. и др. Цветковые занимают 40—50% площади, наиболее обильны *Salix polaris* (20—30%), *Alopecurus alpinus* (10—20%), *Poa alpigena* (до 3%), *Luzula confusa* (3—5%), *Juncus biglumis* (до 1%), *Oxyria digyna* (5—7%).

На пятнах (30—40% площади) поселяются *Juncus biglumis*, *Alopecurus alpinus*; накипные лишайники: *Baeomyces rufus* (Huds.) DC., *Ochrolechia gyalectina*, *Pannaria pezizoides*, *Caloplaca* sp., *Pertusaria* sp. и др., а также *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. var. *discordans* (Nyl.) H. Magn., *Solorina bispora* Nyl.

Вариантом ложбин этого типа следует считать злаково-ивково-моховые мелкобугорковые. Увлажнение в них сильнее, моховой покров развивается лучше, занимая 90—98% площади. Нанорельеф здесь образован маленькими бугорками: их диаметр 20—30 см, высота 10—12 см. В остальном эти ложбины не отличаются от пятнистых моховых.

II. **Лисохвостово-моховые.** Для этих ложбин характерно значительное увлажнение. Мхи (главным образом *Bryum* sp. st., *Distichium capillaceum*, *Campylium zemliae* C. Jens.) занимают 98—100% выровненной поверхности ложбины. Цветковые немногочисленны по составу: *Alopecurus alpinus* (15—40%), *Juncus biglumis* (1—10%), *Oxyria digyna* (3—7%), *Stellaria edwardsii*, *Ranunculus sulphureus* Soland., *R. nivalis* L., *R. sabinii* R. Br. и др.

III. **Разнотравно-моховые обедненные.** По-видимому, весной по этим ложбинам идет интенсивный сток воды. На их выровненном днище, которое нередко морозобойными трещинами разбито на полигоны (диаметр 30—50 см), поселяются мхи (проективное покрытие 80—95%): *Distichium capillaceum*, *Timmia norvegica* Zett., *Bryum* sp. st., *Encalypta* sp. и др. Они образуют зеленый ковер, на котором очень рельефны отдельные куртины *Ranunculus sabinii*, *Draba macrocarpa*, *Oxyria digyna* и др. В целом цветковые занимают 15—25% площади. Лишайников (накипные) немного: 5—7%.

IV. **Пестроразнотравно-лишайниковые.** По растительности очень отличаются от всех описанных выше. Нанорельеф мелкобугорковый: высота бугорков 5—12 см, диаметр 10—30 см. Общее задернение субстрата 80—95%. В сообществе господствуют накипные лишайники и печеночники, образующие плотную корку на поверхности бугорков. На долю двух этих групп приходится 45—50% покрытия, тогда как мхи и цветковые имеют сходное проективное покрытие: по 20—40%.

Характерный аспект сообществу придают светлые слоевища лишайников (*Pertusaria diffusilis*, *Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räs. var. *alpina* (Th. Fr.) Räs., *Arthroraphis citrinella* (Ach.) Poelt. var. *alpina* (Schaer.) Poelt., *Ochrolechia* sp.).

Цветковые довольно разнообразны. Наиболее обильны: *Salix polaris* (3—10%), *Alopecurus alpinus* (3—10%), *Saxifraga caespitosa* (до 10%), *Draba macrocarpa* (до 7%), *Poa alpigena* (3—5%), *Oxyria digyna* (до 5%), *Luzula confusa* (до 3%), *Juncus biglumis* (до 1%). Среди обычных доминантов обращают на себя внимание *Saxifraga caespitosa* и *Draba macrocarpa*; именно эти виды вместе с накипными лишайниками делают описываемые ложбины физиономически хорошо отличимыми от других.

Обследованные нами массивы байджарахов редко состояли из бугров только одного типа. Обычно в пределах массива встречались байджарахи

2—3 различных типов. Ложбины в массиве всегда относятся к двум и более типам.

На поверхности водораздельных увалов развиваются массивы бугров, которые для о. Б. Ляховского описаны В. Д. Александровой (1963, 1968) под названием термокарстовых комплексов. В процессе «пятящейся эрозии» происходит образование неглубокой (1—1.5 м) котловины с осыпающимися стенками, в центре которой возвышается несколько эродированных бугров. Однако замкнутые котловины приходится наблюдать довольно редко. Обычно их стенки размываются. Это происходит в тех местах, где котловина ближе подходит к склону водораздела; вода стекает по нему вниз, вызывая усиленное протаивание жильных льдов под водотоком. Так на склоне тоже появляются бугры.

Нами также был описан развитый термокарстовый комплекс. В него входят следующие растительные группировки:

1) злаково (*Pleuropogon sabinii* R. Br.)-моховые [*Calliergon sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb., *Drepanocladus* sp.] водные сообщества небольших луж — «челбаков», которые являются первой стадией образования всего термокарстового комплекса;

2) разнотравно-моховые группировки на месте спущенных челбаков: на сплошном коричневом ковре мхов поселяются отдельные особи *Cochlearia groenlandica*, *Draba macrocarpa*, *Ranunculus sabinii*, *Saxifraga cernua*, *S. rivularis* L., *Oxyria digyna* и др.;

3) лисохвостово-моховые ложбины;

4) неустойчивые разнотравно-злаковые группировки — вдоль бортов котловины на комьях обваливающейся тундровой растительной дернины обильно разрастаются *Alopecurus alpinus* и *Oxyria digyna*;

5) разреженно-разнотравно-злаковые группировки эродированных бугров (высота последних до 1.5, диаметр до 6 м).

По краям котловины всегда есть еще не полностью сформировавшиеся бугры: одной своей стороной они причленяются к стенке котловины, их вершина лежит вровень с поверхностью окружающей тундры, но хорошо выделяется на ее фоне, так как растительность на вершине такого «причлененного» бугра покрывает лишь 10—15% площади.

На пологих склонах (крутизна 5—10°) долин рек нередко можно видеть только слабо намечающиеся ряды бугров. Такие массивы образованы буграми (занимают 40% площади массива) только тундрового пятнистого типа. Ложбины более разнообразны: злаково-ивково-моховые пятнистые (80%), злаково-ивково-моховые мелкобугорковые (15—20%), иногда лисохвостово-моховые (5%).

На умеренно крутых склонах (крутизна 10—15°) долин рек и ручьев обычны массивы с участием тундровых лишайниковых бугров. Они широко распространены в районе исследования. Нами были описаны многочисленные варианты, отличающиеся друг от друга по процентному соотношению бугров разных типов и по набору типов ложбин. Обычно в массиве удается насчитать (сверху вниз по склону) 4—5 рядов байджарахов. Верхние 1—2 ряда образованы тундровыми лишайниковыми буграми. Ложбины между ними чаще злаково-ивково-моховые пятнистые. В средней части массива располагаются эродированные байджарахи. Ложбины здесь могут быть довольно разнообразными: злаково-ивково-моховые мелкобугорковые, пестроразнотравно-лишайниковые, разнотравно-моховые обедненные. У подошвы склона 1, реже 2 ряда образуют бугры луговинного типа. Ложбины в нижней части склона злаково-ивково-моховые мелкобугорковые. О значительном увлажнении свидетельствуют многочисленные в этих сообществах лютики (*Ranunculus sulphureus*, *R. nivalis*, *R. sabinii*).

На крутых склонах (крутизна более 15°) узких распадков встречаются массивы, состоящие главным образом из нивальных байджарахов. В верхней части склонов распадка обязательно 1 ряд образуют тундровые лишайниковые бугры, остальные 3—4 ряда — нивальные. Ложбины в массиве злаково-ивково-моховые мелкобугорковые. В средней

части склонов могут встречаться и пестроразнотравно-лишайниковые ложбины. Если процессы эрозии склонов идут довольно интенсивно, днище распадка представляет собой вязкий незадернованный суглинок, по которому течет вода. В этом случае ложбины в нижней части склона почти лишены растительности; исключение составляют отдельные мелкие куртины *Phippsia algida*, *Cochlearia groenlandica*, видов *Draba*.

Байджараховые цирки также приурочены к крутым склонам (около 15°) округлых котловин, диаметр которых 150—200 м и более. По дну такой котловины течет ручей. Русло его не выражено: вода сочится между густыми побегами злаков и пушицы. Прорезав узким коридором стенку котловины, ручей впадает в более крупный, многие из притоков которого берут начало в байджараховых цирках. Если соседние котловины сливаются, то массив байджарахов занимает огромную площадь.

На долю бугров приходится 40—50% площади массива. Почти все они относятся к типу эродированных. Иногда у подножий склонов котловины встречаются нивальные бугры, но они едва составляют 3% от числа всех бугров массива. По верхнему краю котловины располагаются невысокие эродированные бугры с *Deschampsia borealis*. Наиболее многочисленны крупные конусовидные эродированные байджарахи (рис. 3, *IV*, *б*), которые даже в пределах одного массива могут сильно варьировать по величине: высота от 1 до 5 м, диаметр у основания от 5 до 8—10 м. Ложбины в верхней части массива злаково-ивково-моховые пятнистые. На участках, где развита солифлюкция, растительный покров нарушен: он представлен фрагментами растительной дернины на отдельных комьях обваливающегося суглинка. В средней части склонов котловины ложбины разнотравно-моховые обедненные, а на ровной поверхности ее днища развиваются болотные злаково-моховые группировки. На сплошном ковре мхов (*Campylium zemliae*, *Bryum* sp. st., *Distichium capillaceum* и др.) обильно разрастаются *Alopecurus alpinus* (проективное покрытие 20—25%), *Dupontia fisheri* R. Br. (30%) и *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe (25%). Кроме того, в сообществе обильны *Saxifraga cernua*, *Juncus biglumis*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii* Ostenf., *Cardamine pratensis* L.

Берега моря, сложенные четвертичными отложениями, разрушаются, и в результате на них возникают 3—4 ряда байджарахов. К верхней части склона приурочены эродированные бугры, а к подножию — нивальные. Однако последние встречаются не везде: их нет там, где берег подвергается прямому воздействию моря (размыв волнами, разрушение льдинами и плавником). Байджарахи на морских берегах и ложбины между ними очень напоминают по растительности байджараховые цирки. Кроме того, в местах с усиленным увлажнением в приморских массивах встречаются лисохвостово-моховые ложбины. Растительность ложбин между нивальными буграми почти не отличается от растительности на этих буграх: небольшие округлые бугорки грунта покрыты коркой накипных лишайников, а также печеночников (*Gymnomitrium corallioides*, *Anthelia* sp., *Cephaloziella* sp.). Мхов здесь чуть больше, чем на бугре, но все же основная их масса находится в ювенильном состоянии. На темном фоне выделяются отдельные куртины цветковых: *Cochlearia groenlandica*, *Saxifraga caespitosa*, *Draba macrocarpa* и др.

Байджарахи — типичный элемент мезорельефа на низменностях Новосибирских островов. Изучение их растительности необходимо проводить, рассматривая массы байджарахов в целом, т. е. как территориальные единицы. Они представляют собой интересный объект для исследований неоднородности растительного покрова, так как в пределах одного массива встречаются бугры и ложбины с различной растительностью. Среди них можно наметить ряд типов растительных группировок бугров и ложбин. Закономерности сочетания этих типов в массиве, а также типизация самих массивов как территориальных единиц требуют дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1963). Очерк флоры и растительности о. Большого Ляховского. В кн.: Новосибирские острова. — Александрова В. Д. (1968). Динамика растительности термокарстовых комплексов в арктической Якутии. В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир. — Александрова В. Д. (1970). Динамика мозаичности растительных сообществ пятнистых тундр в арктической Якутии. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы острова Котельного. В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 2. — Гуричева Н. П., З. В. Карамышева, Е. И. Рачковская. (1967). Опыт составления легенды к крупномасштабной карте растительности в пустынно-степной полосе Казахстана. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1967.— Дорогостайская Е. В. (1959). О сменах растительности в связи с термокарстом на севере Якутии. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 12. — Ермолаев М. М. (1932). Инструкция для экспедиционного изучения ископаемого льда как географического фактора (преимущественно в арктических широтах). — Исаченко Т. И. (1966). Изучение и картографирование структуры растительного покрова. Тез. докл. совещ., посвящ. итогам геобот. картирования и районирования в Латвийской ССР. Рига. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1962). Опыт крупномасштабного геоботанического картографирования (на примере растительности юго-западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника). В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1968). Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1968. — Кручинин Ю. А. (1963). Физико-географические наблюдения на о. Котельном (район бухты Темп). В кн.: Новосибирские острова. — Тихомиров Б. А. (1938). О растительности бугров-байджарахов на севере Якутии. Природа, 11—12. — Тихомиров Б. А. (1948). О географическом распространении бугров-байджарахов на севере Евразии. Природа, 1. — Тихомиров Б. А. (1950). К характеристике растительного покрова эпохи мамонта на Таймыре. Бот. ж., 35, 5. — Тихомиров Б. А. (1958). Некоторые вопросы динамики поверхностных образований Арктики в связи с генезисом бугров-байджарахов. В кн.: Вопросы физической географии. К 75-летию акад. А. А. Григорьева. — Толль Э. В. (1897). Ископаемые ледники Новосибирских островов, их отношение к трупам мамонта и ледниковому периоду. Зап. Русск. геогр. общ. по общей географии, 32, 1. — Griggs R. F. (1934). The problems of arctic vegetation. Wash. Acad. Sci. J., 24 : 153—185. — Griggs R. F. (1936). The vegetation of the Katmai district. Ecology, 17, 3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 7 I 1975.

УДК 581.9 : 582.33(571.651)

А. Л. Жукова, А. Е. Катенин

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

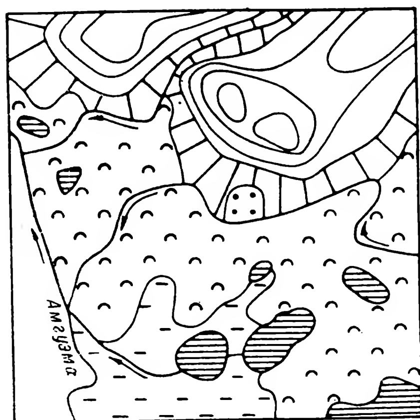
A. L. ZUKOVA, A. E. KATENIN. SOME NEW DATA ON THE *HEPATICAE* OF CHUKOTKA PENINSULA

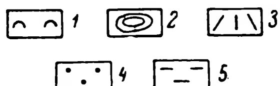
Приводится список 41 вида и 6 разновидностей печеночных мхов, собранных при геоботанических работах в западной части Чукотского полуострова, в среднем течении р. Амгуэмы. Это первый значительный перечень печеночных мхов для Чукотского полуострова. Приводимые виды относятся к 14 семействам и 24 родам, причем только один вид является слоевцовым. Список проанализирован в отношении приуроченности видов к ландшафтным участкам, выделенным на изученной территории. Наиболее богатой и оригинальной по составу оказалась флора печеночников невысокой горы, наиболее бедной — флора озерно-болотного массива и выходов эффузивов. Отмечена также приуроченность видов к вершинам кочек, их склонам, к пятнам голого грунта, к трещинам между камней и к мочажинам на болотах.

Печеночные мхи до сих пор являются одной из наименее исследованных групп высших споровых растений. Флора их на Северо-Востоке СССР, в частности на Чукотском полуострове, совершенно не изучена, поэтому мы считаем полезным публикацию даже не очень полного списка печеночников одного из пунктов на Чукотском полуострове с краткими сведениями об их экологии.

Материалы, по которым написана статья, собраны А. Е. Катениным в 1970 г. при геоботанических работах в западной части Чукотского полуострова, в районе 115-го километра трассы Эгвекинот—Иультин. Район расположен в среднем течении р. Амгуэмы в подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1974). Растительность этой территории описана в работе Катенина (1974). Печеночники, собранные в связи с геоботаническими описаниями (число которых равно 600), определены А. Л. Жуковой.

Обследованная территория имеет площадь 25 кв. км и представляет собой участок низкогорного массива и примыкающую к нему равнину, сложенную флювиогляциальными и ледниковыми отложениями. Она подразделена на следующие ландшафтные участки: 1) всхолмленная равнина, 2) гора, 3) шлейф горы, 4) выходы эффузивов, 5) озерно-болотный массив (см. рисунок).





Картосхема обследованной территории в среднем течении р. Амгуэмы.

1 — всхолмленная равнина, 2 — гора, 3 — шлейф горы, 4 — выходы эффузивов, 5 — озерно-болотный массив.

1. Всхолмленная равнина возвышается над уровнем р. Амгуэмы на 30 м. Поверхность ее расчленена на плосковершинные холмы и заболоченные ложбины между ними. Здесь развиты кочкарно-пушицевые и осоковые пятнисто-бугорковые тундры.

2. Гора Наунэсон, высотой немногим более 300 м, сложена глинистыми сланцами. На склонах горы и на ее вершине есть щебнистые участки, лишенные сомкнутой растительности. Преобладающими являются разнообразные кустарничковые тундры, встречаются эпилитнолишайниковые группировки, а также осоковые и кочкарно-пушицевые тундры.

3. Довольно круто наклоненная полоса шлейфа окружает гору Наунэсон. Под защитой горы зимой здесь накапливается большое количество снега. Вода от таяния снега и вода, стекающая с горы, образуют на шлейфе систему ложбин стока и грив. Здесь преобладают ивово-осоковые сфагновые болотные группировки в ложбинах, а на гривах — кочкарно-пушицевые и березково-кустарничковые зеленомошные тундры.

4. Небольшой участок выходов эффузивных пород расположен на шлейфе с южной стороны горы Наунэсон. Здесь часто встречаются кустарничковые тундры и широко распространены нивальные травяно-кустарничковые группировки.

5. Озерно-болотный массив расположен на первой надпойменной террасе р. Амгуэмы. Для него характерны большое количество озер и повсеместное развитие полигонально-валиковых болот. Днища болотных полигонов часто занимают осоковые сильно увлажненные болотные сообщества, а бровки полигонов — кустарничковые и березковые сфагново-зеленомошные тундры, а также заболоченные пушицевые кочкарники.

Печеночники исследуемой территории представлены в списке двумя порядками, 14 семействами, 24 родами, 41 видом и 6 разновидностями. Виды расположены по системе Арнелля (Arnell, 1956).

Перечисленные ниже печеночные мхи являются довольно обычными для тундровых сообществ, однако некоторые таксоны представляют определенный интерес. Примером может служить ряд разновидностей, которые для Советского Союза ранее почти не отмечались; хотя сейчас уже появились первые указания на их встречаемость, они все же относятся к редким для СССР таксонам из-за отсутствия данных по их распростра-

нению. Небезынтересно нахождение здесь *Tritomaria heterophylla*, правда, всего в одном описании и в малом количестве, арктического вида, который был известен только из Арктической Америки с широтной амплитудой от 64°09′ до 83°06′ с. ш. (Schuster, 1969). Теперь он отмечен в СССР в сборах с Земли Франца-Иосифа, с Таймыра и с Чукотки. Вероятно, этот вид имеет арктическое циркумполярное распространение. В списке в основном представлены только облиственные формы; слоевцовых, кроме *Riccardia pinguis*, нет. В целом список интересен тем, что он является первым значительным перечнем печеночных мхов Чукотского полуострова.

1. *Riccardia pinguis* (L.) Gray. Собрана в ложбине водотока на горе. Растет в понижениях с водой среди влаголюбивых зеленых мхов и печеночников.

2. *Ptilidium ciliare* L. Наиболее распространенный здесь вид печеночника, отмечен в 245 описаниях, причем в 109 описаниях он является единственным представителем этой группы растений. Он играет большую роль в сложении мохового покрова в сообществах: тундровых, горнотундровых, нивальных и болотных. Чаще всего отмечен на шлейфе и реже на горе, равнине и выходах эффузивов. Очень редко этот вид встречался на озерно-болотном массиве.

3. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. Отмечена 29 раз. Растет на кочках, сложенных дикранумом, реже сфагнумом, или на склонах кочек и между ними в смеси с зелеными мхами. Найдена во всех ландшафтных участках, но наиболее характерна для шлейфа.

Var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Отмечена в 33 описаниях. Растет на кочках, сложенных дикранумом и сфагнумом, иногда на отмерших мхах и в понижениях между кочек. Более характерна для сообществ на шлейфе и реже на склонах горы. Эта разновидность относится к таксонам с арктоальпийским распространением (в полярных пустынях, арктических тундрах и высоких горах). Нахождение обоих таксонов, т. е. вида и разновидности, в этом районе, возможно, указывает на стык границ их распространения — южной для разновидности и северной — для вида. Согласно данным Арнелля (1950), в Сибири, в районах рек Лены и Енисея, южная граница распространения разновидности проходит по 61°31′ с. ш., а северная граница распространения вида — по 62° с. ш.

4. *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda. Отмечена в 10 описаниях. Приурочена главным образом к шлейфу, реже к горе и болотному массиву.

5. *Cephaloziella subdentata* Warnst. Встречена один раз во влажном понижении в нивальной пушицево-кустарничковой тундре на шлейфе.

6. *Barbilophozia barbata* (Schmid.) Loeske. Отмечена в двух описаниях, в небольшом количестве, в сырых понижениях среди зеленых мхов, на участке выходов эффузивов.

7. *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske. Собрана один раз в затененном понижении на горе.

8. *Gymnocolea acutiloba* (Schiffn.) K. Müll. Отмечена в двух описаниях осокового сильно увлажненного болотного сообщества на дне полигона в озерно-болотном массиве.

9. *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum. Отмечена в 6 описаниях — на равнине, на шлейфе, на горе и в озерно-болотном массиве. Растет во влажных понижениях.

10. *Jungermannia caespitica* Lindenb. Отмечена в одном описании на равнине. Растет в большом количестве в сырых понижениях.

11. *Lophozia alpestris* (Schleich.) Evans. Собрана два раза, в понижениях между кочками и бугорками в пятнистой тундре на участке выходов эффузивов и в пятнисто-террасированной тундре на горе.

12. *Lophozia excisa* (Dicks.) Dum. Отмечена в 6 описаниях. Везде в сухих неглубоких понижениях среди печеночников и зеленых мхов. Большей частью на шлейфе и лишь один раз встречена на равнине.

13. *Lophozia ventricosa* (Dicks.) Dum. Отмечена в 7 описаниях. Растет среди зеленых и сфагновых мхов, в среднеувлажненных ровных местах

или в неглубоких понижениях. Приурочена главным образом к горе и выходам эффузивов.

14. *Lophozia wenzelii* (Nees) Steph. Отмечена в 17 описаниях. Растет в средневлажненных местах — в понижениях между кочками, на невысоких кочках, среди дикранумов, печеночников и сфагнов. Бо́льшая часть находок относится к шлейфу, немногие — к болотному массиву и единичные — к горе и равнине.

15. *Nardia scalaris* (Schrad.) Gray. Собрана один раз во влажном понижении между кочками, в смеси с зелеными мхами, в кочкарно-пушицевой тундре на шлейфе.

16. *Obtusifolium obtusum* (Lindb.) S. Arn. Собран один раз в увлажненном понижении в заболоченной нивальной мозаичной тундре на равнине.

17. *Orthocaulis binsteadii* (Kaal.) Buch. Отмечен в 83 описаниях. Очень широко распространенный вид. Растет в понижениях между кочками и на кочках, сложенных дикранумом и сфагнумом. Больше половины образцов относится к шлейфу, остальные в равной мере — к равнине, выходам эффузивов, болотному массиву и горе.

18. *Orthocaulis kunzeanus* (Hübener) Buch. Отмечен в 11 описаниях. Растет во влажных и затененных понижениях в смеси с зелеными мхами, реже на кочках, образованных дикранумом. Находки относятся главным образом к равнине и выходам эффузивов, реже — к шлейфу и горе.

Var. *plicata* (Hartm.) Lindb. Собрана один раз на гумусированной почве в понижениях в нивальной тундре на горе. Разновидность довольно редкая и в литературе имеются лишь единичные указания. Вероятно, является типичной арктической разновидностью с довольно широким распространением, так как сейчас, кроме Чукотки, она найдена на Земле Франца-Иосифа и на Таймыре.

19. *Orthocaulis quadrilobus* (Lindb.) Buch. Отмечен в 4 описаниях. Растет во влажных затененных понижениях в смеси с печеночниками и зелеными мхами, на шлейфе, реже — на горе и на выходах эффузивов.

20. *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph. Отмечен в 95 описаниях. После *Ptilidium ciliare* второй по встречаемости вид. Абсолютное большинство находок этого вида относится к шлейфу, значительно меньше — к горе и выходам эффузивов и очень мало — к равнине и болотному массиву. В сообществах растет в плотной моховой дернине на сухих кочках, образованных дикранумом, политрихумом и сфагнами. Реже встречается по склонам кочек и в углублениях между ними, здесь в рыхлой дернине — в смеси с зелеными мхами, сфагнами и печеночниками. Часто встречается в больших количествах.

Var. *grandis* (Gottsche) S. Arn. Отмечен в 22 описаниях. Наибольшее количество находок этой разновидности приходится на горный участок и шлейф, меньше — на участок выходов эффузивов и равнину и единичные находки — на озерно-болотный массив. Разновидность, вероятно, с аркто-монтанным распространением, отмечена в нашей стране на Земле Франца-Иосифа, на Полярном Урале, на Таймыре. Точные границы распространения пока неизвестны из-за недостаточного количества данных. Очень часто встречается совместно с основным видом и существенных отличий в экологии не имеет.

21. *Chandonanthus setiformis* (Ehrh.) Mitt. Отмечен в 3 описаниях, на крупнокаменистой осыпи, в углублениях между камней, два раза — на горе и один раз — на равнине.

22. *Tritomaria heterophylla* Schuster. Собрана в одном описании в ложбине водотока на горе, росла на кочке, образованной дикранумом, и в сыром углублении в смеси с зелеными мхами.

23. *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch. Отмечена в 6 описаниях, в смеси с зелеными и сфагновыми мхами и с печеночниками, реже — на отмирающих сфагнах, на шлейфе и на выходе эффузивов.

24. *Tritomaria scitula* (Taylor) Jørg. Отмечена в 50 описаниях. Один из широко распространенных видов. Растет в сырых понижениях, иногда с водой, в затененных местах под кустами, в смеси с зелеными мхами,

сфагнами и другими печеночниками. Наибольшее количество описаний с этим видом относится к шлейфу, немного меньше — к горе и равнине, еще меньше — к выходам эффузивов. На озерно-болотном массиве не найдена ни разу.

Var. *spinosa* Herzog. Отмечена в 10 описаниях. Абсолютной приуроченности к каким-либо типам тундр не имеет. Встречается одинаково часто на горе и на шлейфе. Арктическая разновидность; распространение неясно из-за недостаточного количества данных, пока была известна только с Земли Франца-Иосифа и с Таймыра.

25. *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda. Встречен два раза, в сыром понижении в ложбине стока и в воде у берега заболачивающегося озера на озерно-болотном участке.

Var. *fragilis* (Roth) K. Müll. Отмечена в двух описаниях, на горе и на шлейфе, в мокрых углублениях среди зеленых мхов и других печеночников.

26. *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. Собрана один раз в пятнистой нивальной тундре на горе. Образует большие чистые куртинки под кустарничками.

27. *Diplophyllum obtusifolium* (Hook.) Dum. Отмечен в 11 описаниях, в увлажненных понижениях, в смеси с зелеными мхами. Приурочен главным образом к шлейфу, реже встречался на горе и на равнине.

28. *Diplophylum taxifolium* (Wahlenb.) Dum. Отмечен в одном описании, в углублении с водой в водотоке на склоне горы.

29. *Scapania degenii* Schiffn. Собрана в одном сообществе, в ложбине водотока на горе. Образует сплошной покров на поверхности гумусированной почвы во влажных понижениях.

30. *Scapania irrigua* (Nees) Dum. Отмечена в 29 описаниях. Растет в воде между кочек в смеси с зелеными влаголюбивыми мхами и в средне-увлажненных понижениях в смеси с рыхло растущими зелеными мхами. Наибольшее количество находок относится к шлейфу, меньше — к выходам эффузивов и совсем мало — к горе, равнине и болотному массиву.

31. *Scapania simmonsii* Bryhn et Kaal. Отмечена в одном описании, но в большом количестве, в сыром понижении зеленомошной нивальной тундры на горе.

32. *Scapania tundrae* (Arn.) Buch. Отмечена в двух описаниях, на равнине, среди сфагновых и зеленых мхов в увлажненных понижениях.

33. *Scapania undulata* (L.) Dum. Отмечена в 4 описаниях, в затененных углублениях между кочек и бугорков в смеси с зелеными и сфагновыми мхами. Две находки относятся к выходам эффузивов и по одной — к горе и шлейфу.

34. *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dum. Отмечена в 4 описаниях, в понижениях между кочками и один раз — в осоковом сильно увлажненном болотном сообществе на болотном массиве.

35. *Cephalozia lacinulata* (Jack) Spruce. Отмечена в одном описании, между кочками в кочкарно-пушицевой тундре на шлейфе.

36. *Cladopodiella fluitans* (Nees) Spruce. Встречена один раз, в мокром понижении в ивово-осоковом зеленомошно-сфагновом болоте на равнине.

37. *Odontoschisma denudatum* (Nees) Dum. Отмечена в 11 описаниях. Образует пленку на залитых водой днищах полигонов в осоковых болотных сообществах. Бо́льшая часть находок относится к озерно-болотному массиву, единичные находки — к шлейфу, горе и равнине.

38. *Gymnomitrion corallioides* Nees. Собран один раз на суглинистых пятнах в нивальной тундре на равнине.

39. *Marsupella aquatica* (Schrad.) Schiffn. var. *gracillis* C. Jens. Собрана два раза во влажных понижениях, где встречается в виде чистых дерновинок и в смеси с влаголюбивыми зелеными мхами в ложбине водотока на горе.

40. *Radula prolifera* Arn. Отмечена в 6 описаниях. В сообществах, приуроченных к сырым, иногда с водой понижениям. Растет в смеси с другими

печеночниками и зелеными мхами. Находки относятся главным образом к горному участку, реже — к шлейфу и равнине.

41. *Frullania tamarisci* (L.) Dum. Встречена 2 раза в углублении с сочащейся водой, в ложбине водотока на склоне горы и в моховой нивальной тундре на равнине.

В результате анализа списка печеночников в отношении частоты их встречаемости в исследованном районе выделился лишь один вид, очень широко, почти повсеместно распространенный и имеющий большую фитоценотическую значимость — *Ptilidium ciliare*. Он встречается в 43% описаний, сделанных в этом районе. В число широко распространенных видов входят *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis binsteadii*, *Tritomaria scitula*. Часто встречаются такие виды, как *Blepharostoma trichophyllum* и var. *brevirete*, *Scapania irrigua*, *Sphenolobus minutus* var. *grandis* и др.

Список проанализирован в отношении приуроченности видов к отдельным ландшафтным участкам. На участке всхолмленной равнины встречено 24 вида. К наиболее часто встречающимся в этом районе относятся: *Ptilidium ciliare*, *Tritomaria scitula*, *Orthocaulis binsteadii*, *Sphenolobus minutus*. В сообществах горного участка найдено 38 видов, что составляет 80% всех найденных в районе среднего течения р. Амгуэмы видов печеночников. Наиболее распространены на этом участке следующие виды: *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria scitula*, *Sphenolobus minutus* var. *grandis*. К этому же участку приурочена бо́льшая часть находок *Radula prolifera*, половина всех находок *Tritomaria scitula* var. *spinosa*, *Lophozia alpestris*, *Chiloscyphus polyanthus* var. *fragilis*, относительное большинство находок *Sphenolobus minutus* var. *grandis* и *Lophozia ventricosa*. Шлейф горы является наиболее исследованным участком, однако здесь обнаружено лишь 25 видов печеночников. Только здесь отмечено 3 вида: *Cephalozia lacinulata*, *Cephaloziella subdentata*, *Nardia scalaris*. На шлейфе же собрано абсолютное большинство образцов следующих видов: *Tritomaria quinquedentata*, *Lophozia excisa*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia trichomanis*. Наиболее распространенными здесь видами являются *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis binsteadii*, *Tritomaria scitula*. На участке выходов эффузивов собрано всего 15 видов печеночников. К этому участку относятся все находки только одного вида — *Barbilophozia barbata*. Наиболее распространенными на этом участке оказались *Ptilidium ciliare*, *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis binsteadii*, *Scapania irrigua*, *Tritomaria scitula*. На участке озерно-болотного массива встречено 13 видов печеночников, меньше, чем на каком-либо другом участке; но только здесь найден вид *Gymnocolea acutiloba*. К этому участку приурочена половина всех находок *Odontoschisma denudatum*. Состав наиболее распространенных видов на этом участке почти не отличается от других участков: *Orthocaulis binsteadii*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*, *Odontoschisma denudatum*. Это единственный участок, где *Ptilidium ciliare* не является наиболее часто встречающимся видом. Таким образом, наиболее богатый и своеобразный видовой состав имеет участок горы. Треть видов, отмеченных в сообществах на этом участке, нигде больше не встречалась. На втором месте по богатству и своеобразию флоры стоит участок всхолмленной равнины, на третьем — шлейф. Наиболее бедную и малооригинальную флору имеют участки озерно-болотного массива и выходов эффузивов.

В нашем материале 6 видов представлены типовой и нетиповой разновидностями. У трех видов наиболее широко распространена типовая разновидность; у *Blepharostoma trichophyllum* разновидность *brevirete* была встречена чаще, чем типовая, а *Marsupella aquatica* представлена только разновидностью *gracillis*. Различия в экологии этих разновидностей выяснить не удалось.

Говоря о приуроченности печеночников к микроместообитаниям, можно выделить большую группу видов, встречающихся главным образом на кочках, образованных мхами из рода дикранум. Эти печеночники растут в плотной моховой дернине отдельными стебельками или же образуют

чистые плотные дерновинки небольших размеров. Довольно часто эти же виды растут и на сухих вершинах сфагновых кочек. В эту группу входят широко распространенные виды: *Sphenolobus minutus*, *S. minutus* var. *grandis*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia trichomanis*, *Orthocaulis binsteadii*.

Преимущественно к влажным и сильно затененным понижениям между кочек с более рыхлой моховой дерниной приурочены *Cephalozia bicuspidata*, *C. lacinulata*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Lophozia alpestris*, *L. wenzelii*, *Ptilidium ciliare*, *Scapania undulata*. Во влажных понижениях, иногда заливаемых водой, среди рыхло растущих зеленых мхов встречаются *Jungermannia caespitica*, *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Nardia scalaris*, *Orthocaulis kunzeanus* var., *O. quadrilobus*, *Lophozia excisa*, *L. ventricosa*, *Cephaloziella subdentata*, *Obtusifolium obtusum*.

К мокрым понижениям с постоянным присутствием воды приурочены *Chiloscyphus polyanthus*, *Ch. polyanthus* var. *fragilis*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*, *Radula prolifera*, *Riccardia pinguis*, *Scapania irrigua*, *S. simmonsii*, *Tritomaria scitula*. В воде на болотах и в мочажинах в сырых тундрах растут *Diplophyllum taxifolium*, *Frullania tamarisci*, *Gymnocolea acutiloba*, *Marsupella aquatica* var. *gracillis*, *Odontoschisma denudatum*.

К пятнам голого суглинка или незаросшим участкам гумусированной почвы приурочены *Orthocaulis kunzeanus* var. *plicata* и *Gymnomitrion coralloides*, а к расщелинам и трещинам между камней — *Chandonanthus setiformis*.

ЛИТЕРАТУРА

Катенин А. Е. (1974). Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения р. Амгуэмы. Бот. ж., 59, 11. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Arnell S. (1950). *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. var. *brevirete* Bryhn et Kaal. Bot. Notiser, 1 : 61—63. — Arnell S. (1956). Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. — Schuster R. M. (1969). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 10 I 1975.

УДК 582.382.22 : 581.524.44(571.52)

В. М. Ханминчун

СООБЩЕСТВА *SELAGINELLA SANGUINOLENTA* (L.) SPRING[1] В ЮЖНОЙ ТУВЕ

V. M. KHANMINCHUN. COMMUNITIES OF *SELAGINELLA SANGUINOLENTA* (L.) SPRING IN SOUTHERN TUVA

При исследовании флоры хребта Восточный Танну-Ола на южном макросклоне были зарегистрированы фитоценозы, в которых эдификатором является *Selaginella sanguinolenta*. Этот вид впервые для территории СССР приводится в качестве ценозообразователя.

Плаунок *Selaginella sanguinolenta* в качестве ценозообразователя был указан впервые для Северной Монголии (Грубов, 1973). Для территории СССР такие примеры неизвестны. Этот восточноазиатский вид имеет широкое распространение на юге Сибири и Дальнего Востока, в Северной

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР„» С. К. Черепанова (1974).

Монголии и Северном Китае. Обитает он в трещинах скал, на осыпях и каменистых склонах.

Во время флористических исследований в составе Тувинского ботанического отряда в 1972 г. на хребте Восточный Танну-Ола в степном поясе южного макросклона нами были зарегистрированы фитоценозы, в которых эдификатором является плаунок *Selaginella sanguinolenta*. Эти фитоценозы встречаются здесь в бассейнах большинства рек и располагаются на крутых склонах (30—45°) самых различных экспозиций в пределах высот 1250—1600 м над ур. м. Наиболее характерны на северных, западных и восточных склонах. На склонах южных румбов эти сообщества встречаются реже.

Приводим краткое описание наиболее типичных фитоценозов.

Фитоценоз № 1. Разнотравно-злаково-плаунковая каменистая степь (описание № 54, 13 VI 1972).

Басс. р. Шивелиг-Хем, западный склон, крутизна 35°, высота над ур. м. 1400 м. Почва развита слабо. Поверхность склона ступенчатая.

Кустарниковый ярус редкий, его высота 0.3—0.8 м; видовой состав:

Atraphaxis frutescens	— sol	*Caragana bungei*	— sol	
Cotoneaster melanocarpus	— sol	*Caragana pygmaea*	— sp	

Для травяного покрова характерно зарослевое распределение плаунка в виде горизонтальных лент, чередующихся с многочисленными бороздками, почти лишенными растительности. Несмотря на это, покрытие достигает 70—80%. Видовой состав:

Selaginella sanguinolenta	— cop_3		*Orostachys spinosa*	— sol	
Stipa sibirica	— sol		*Potentilla acaulis*	— sp	gr
Koeleria gracilis	— sol		*P. bifurca*	— sol	
Poa attenuata	— sp		*Euphorbia discolor*	— sol	
Festuca lenensis	— sol		*Bupleurum scorzonerifolium*	— sol	
Agropyron cristatum	— sol		*Dracocephalum discolor*	— sol	
Carex pediformis	— sp	gr	*Patrinia sibirica*	— sol	
Stellaria dichotoma	— sol		*Aster alpinus*	— sol	
Silene jenisseensis	— sol		*Artemisia frigida*	— sp	
Thalictrum foetidum	— sol		*Saussurea pricei*	— sol	
Alyssum obovatum	— sp				

У основания склонов иногда встречаются одиночные экземпляры *Larix sibirica*.

Фитоценоз № 2. Разнотравно-плаунковая каменистая степь (описание № 55, 13 VI 1972).

Басс. р. Шивелиг-Хем, гребень хребта, высота над ур. м. 1600 м. Почва каменистая, часты выходы скальных пород, вследствие этого растительный покров распределяется неравномерно. Покрытие 40—50%.

Кустарниковый ярус образуют:

Berberis sibirica	— sp	*Caragana pygmaea*	— sp
Spiraea sericea	— sol	*Rhododendron dahuricum*	— sol
Caragana bungei	— sol	*Lonicera microphylla*	— sol

Травяной покров составляют:

Selaginella sanguinolenta	— cop_1			
Stipa glareosa	— sol	*Orostachys spinosa*	— sp	
Koeleria gracilis	— sol	*Potentilla acaulis*	— sp	
Agropyron cristatum	— sol	*Chamaerhodos altaica*	— sp	gr
Thesium refractum	— sol	*Oxytropis intermedia*	— sp	
Stellaria dichotoma	— sp	*Vicia costata*	— sol	
Gypsophila patrinii	— sol	*Bupleurum bicaule*	— sol	
Pulsatilla turczaninovii	— sol	*Thymus asiaticus*	— sol	
Erysimum altaicum	— sol	*Patrinia sibirica*	— sol	
		Artemisia frigida	— sp	

Фитоценоз № 3. Разнотравно-злаково-полынно-плаунковая каменистая степь (описание № 248, 16 VIII 1972).

Долина р. Арасканныг-Хем, левый берег, склон юго-западной экспозиции, высота над ур. м. 1450 м, крутизна 45°. Поверхность склона каменистая с частыми выходами скальных пород.

Из кустарников встречаются:

Berberis sibirica	— sp gr	*Cotoneaster melanocarpus*	— sp gr
Grossularia acicularis	— sol		

Травяной покров по склону распределен неравномерно, покрытие составляет 40—50%. Видовой состав:

Selaginella sanguinolenta	— cop_1	*Peucedanum baicalense*	— sol
Ephedra distachya	— sol	*Gentiana procumbens*	— sol
Cleistogenes squarrosa	— sol	*Amethystea coerulea*	— sol
Poa attenuata	— sp	*Phlomis tuberosa*	— sol
Allium clathratum	— sol	*Panzeria lanata*	— sol
A. lineare	— sol	*Veronica pinnata*	— sol
Thalictrum foetidum	— sol	*Orobanche coerulescens*	— sol
Clematis aethusifolia	— sol	*Heteropappus altaicus*	— sol
Chelidonium majus	— sol	*Artemisia frigida*	— sp
Alyssum obovatum	— sol	*Artemisia santolinifolia*	— sp
Vicia costata	— sol	*Echinops humilis*	— sol
Euphorbia mongolica	— sol	*Youngia tenuicaulis*	— sol

На южных склонах, обычно каменистых, картина полосатости ценозов с господством плаунка не наблюдается.

Данные местонахождения не единственные: аналогичные с сообществами плаунка склоны отмечены в Юго-Восточной Туве в степной долине р. Нарын.

Местонахождения этих сообществ указываются впервые для территории СССР и дополняют уже известные данные (Грубов, 1973) о *S. sanguinolenta* как эдификаторе.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1973). *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring — эдификатор. Бот. ж., 58, 12.

Центральный Сибирский ботанический сад
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Новосибирск.

Получено 2 XII 1975.

УДК 582.02/.07 : 581.14 : 582.475.2 : 634.948

А. В. Буяк

О ФАКТОРАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ПРИРОСТ ДРЕВЕСИНЫ В ЕЛЬНИКАХ СФАГНОВО-ЧЕРНИЧНЫХ (PICEETUM SPHAGNOSO-MYRTILLOSUM)

A. V. BUYAK. ON THE FACTORS, DETERMINATING THE ACCRETION OF WOOD IN *SPHAGNUM-VACCINIUM* SPRUCE FORESTS (PICEETUM SPHAGNOSO-MYRTILLOSUM)

В полевом эксперименте в подзоне южной тайги (Калининская область) изучалось влияние азотных удобрений и конкуренции корневых систем на радиальный прирост взрослых деревьев ели *Picea abies* Karsten. Установлено, что при внесении в почву азотных удобрений радиальный прирост увеличивается на 58—131%. Устранение конкуренции корней окружающих деревьев приводит к увеличению прироста на 27—

65%. Сильноугнетенные деревья (IV класс Крафта) более чутко реагируют на улучшение азотного режима почв и выключение конкурентных отношений между корневыми системами, чем деревья III класса Крафта.

Изучение влияния факторов среды на структуру и продуктивность древостоев ели приобретает сейчас важное значение в связи с разработкой мероприятий по восстановлению лесов и повышению их продуктивности в таежной зоне. Совершенно очевидно, что только вскрыв и количественно оценив роль основных факторов среды в формировании структуры и в биопродукционном процессе можно разработать научно обоснованные мероприятия по управлению продукцией и накоплению органических веществ в лесных биогеоценозах. Поэтому неудивительно, что сейчас большое внимание уделяется изучению влияния различных факторов среды на прирост и общую продуктивность древостоев ели. Ценные сводки литературных данных о влиянии факторов среды на прирост древесины и общую продуктивность древостоев ели имеются в ряде оригинальных работ и обзоров (Tamm, 1956, 1971; Орлов, 1966; Leikola, 1969; Смирнов, 1971; Гортинский, 1973; Битвинскас, 1974; Орлов, и др., 1974).

Интересные сведения по этому вопросу приводятся в материалах всесоюзных совещаний (Тарту, 1971 г., Петрозаводск, 1973 г.), посвященных изучению продуктивности еловых лесов в связи с реализацией Международной биологической программы. Обзор всех этих данных, однако, выходит за рамки нашего краткого сообщения. В этой статье излагаются результаты изучения влияния азотных удобрений и конкуренции между корневыми системами на прирост деревьев различных классов Крафта. Основываясь на многих косвенных наблюдениях и данных стационарных исследований, можно предполагать, что эти факторы играют существенную роль в формировании структуры древостоев и в продукционном процессе.

Настоящая работа выполнена на Южнотаежном стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и является одним из разделов общей программы исследований этого стационара. Наши опыты проводились в 1972—1974 гг. в еловых лесах Центрально-Лесного государственного заповедника, который размещается в полосе хвойно-широколиственных лесов (Калининская обл., Нелидовский р-н). Природные условия и структура лесов этого заповедника детально освещены в книге «Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги» (1973). Лишь отметим, что еловые леса здесь растут в условиях умеренно континентального климата. Среднегодовое количество осадков составляет 640 мм, а среднегодовая температура воздуха 3.4°. Почвообразующими породами служат покровные суглинки, подстилаемые карбонатной мореной. Низкая водопроницаемость карбонатной морены в сочетании со слаборасчлененным рельефом обусловливают сильную заболоченность почв и широкое распространение низкопродуктивных древостоев ели из сфагновой группы типов леса.

Объектом наших исследований служили древостои ельника сфагново-черничного Piceetum sphagnoso-myrtillosum. Детальный анализ структуры и продуктивности этого типа леса приводится в упомянутой выше книге. Укажем только, что ельник сфагново-черничный развивается в понижениях мезорельефа с затрудненным оттоком почвенно-грунтовых вод. Древостой состоит из ели *Picea abies* Karst. с примесью березы *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Roth (10%). Преобладающая часть деревьев имеет возраст 110 лет. Число деревьев на 1 га составляет 1230. Средняя высота 19.3 м, средний диаметр 17.8 см. Запас древесины 290 м^3/га. Древостои относятся к IV классу бонитета. Почва торфянисто-подзолистая глееватая. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует черника — *Vaccinium myrtillus* L., а в напочвенном покрове — сфагновые мхи *Sphagnum girgensohnii* Russ., *S. magellanicum* Brid.

Методика исследований заключалась в следующем. На пробной площади (1 га) были заложены опыты со взрослыми деревьями ели III и IV классов Крафта по следующей схеме: 1) контрольные деревья; 2) внесение в почву азотных удобрений; 3) изоляция опытных деревьев от корней окру-

жающих деревьев; 4) изоляция опытных деревьев от корней окружающих деревьев и внесение в почву азотных удобрений. Опыты были заложены в трехкратной повторности. Были отобраны деревья весьма однородные по главнейшим биометрическим характеристикам (диаметр, высота, возраст, строение кроны и т. д.). Так, средний диаметр группы деревьев III класса Крафта составлял 18.8±0.4 см, высота 19.5±0.5 м, возраст 103±±2.6 года. Для деревьев угнетенной группы (IV класс) эти показатели были соответственно: 12.2±0.3 см, 15.5±0.4 м, 96.5±3.5 года.

Азотные удобрения в виде аммиачной селитры были внесены поверхностно в мае 1972 г. и в мае 1974 г. из расчета 200 кг действующего начала на 1 га. При изоляции от корней окружающих деревьев обрубка корневых систем проводилась на глубину 25 см. При этом были приняты меры предосторожности, чтобы не повредить корни опытных экземпляров. По периферии опытных площадок была проложена изоляционная прокладка из досок, обернутых полиэтиленовой пленкой. Доски размещались в верхнем торфянистом горизонте с таким расчетом, чтобы не нарушить горизонтальный отток почвенных вод по водоупорному горизонту почвы.

Образцы для измерения прироста деревьев были взяты буравом Преслера на высоте 1.3 м. Замеры ширины годичных колец производились на срезах под микроскопом МБР-1 с микронасадкой МОВ 1-15*. Для каждого дерева измерялась ширина годичных колец за время опыта и за предшествующие годы. При оценке результатов прирост контрольных и опытных деревьев сравнивался с приростом этих же деревьев за предшествующие годы, т. е. сопоставлялись нормы реакций одних и тех же особей на условия эксперимента.

Результаты исследований представлены в таблице и на рисунке. Из приведенных данных видно, что как средне- (III класс), так и сильноугнетенные деревья (IV класс) чутко реагируют на внесение в почву азотных удобрений и на изоляцию от корневых систем окружающих деревьев. Увеличение прироста древесины у деревьев этих вариантов опыта по сравнению с приростом в контроле за те же годы (в среднем за три года) составило 27 и 58% (III класс Крафта) и 65—131% (IV класс Крафта). При обрубке корней и внесении в почву азотных удобрений прирост древесины существенно повышался лишь у деревьев III класса Крафта. У угнетенных деревьев (IV класс) в этом варианте опыта прирост увеличился, но на мень-

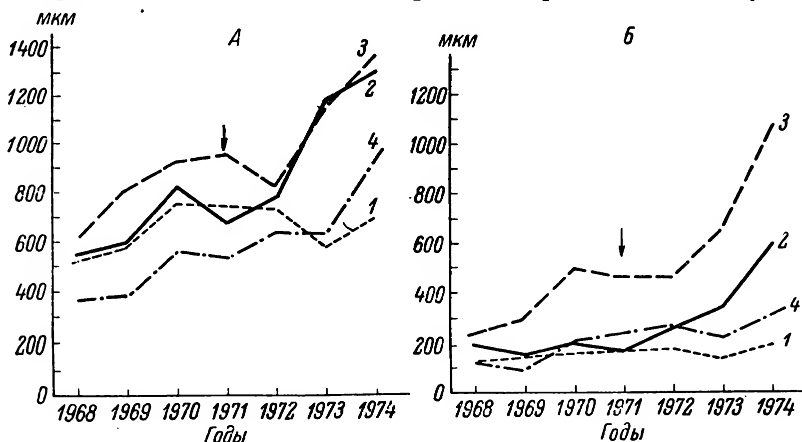
Прирост древесины ели (в мкм и в %) в различных вариантах опыта

Варианты	До опыта					В период опыта					Процент*	t
	1969	1970	1971	в среднем	P	1972	1973	1974	в среднем	P		
Деревья III класса Крафта												
1. Контроль	585	760	747	697±76	11.0	742	593	712	682±70	10.3	98	0.2
2. Азот	596	819	678	698±78	11.1	786	1185	1300	1090±97	8.9	156	3.1
3. Обрубка	812	920	951	894±60	6.7	832	1150	1370	1117±118	10.5	125	1.8
4. Обрубка+азот	372	561	540	491±60	12.2	645	643	942	740±100	13.5	151	2.0
Деревья IV класса Крафта												
1. Контроль	136	163	172	157±27	17.0	179	142	202	174±36	19.0	111	0.7
2. Азот	148	200	170	173±12	7.0	267	359	630	419±104	24.7	242	2.4
3. Обрубка	300	506	474	427±45	10.5	477	680	1097	751±111	13.4	176	2.7
4. Обрубка+азот	89	205	241	178±41	22.8	268	224	327	273±55	16.6	154	1.5

* Средний прирост в опыте (1972—1974 гг.) в процентах к среднему приросту до опыта (1969—1971 гг.).

шую величину, чем в других вариантах опыта. По-видимому, это связано с эффектами «перекормки», возникающими на фоне устранения конкуренции между корнями деревьев за усвояемые формы азота. Прирост у контрольных деревьев за время опыта изменился в пределах обычной нормы погодичных флюктуаций этой величины.

Как видно из рисунка, прирост древесины при внесении в почву азотных удобрений (кривая 2) в первый же год опыта, а также в последующие годы возрастает. При изоляции от корней окружающих деревьев (кривая 3) повышение прироста происходит на второй год опыта, а в варианте с обрубкой корней и внесением в почву азота (кривая 4) — на третий год. В первых двух вариантах отчетливо проявляется тенденция к устойчивому и сильному повышению прироста древесины. Менее отчетливо эта тенденция прослеживается в варианте с изоляцией корней и внесением в почву азотных удобрений. При сопоставлении реакции средне- и сильноугнетенных



Прирост древесины ели (*Picea abies* Karst.) в различных вариантах опыта.

А — деревья III класса Крафта, *Б* — деревья IV класса; *1* — контроль, *2* — внесение азотных удобрений, *3* — изоляция от корней, *4* — изоляция от корней и внесение азотных удобрений. *Стрелка* — начало опыта.

деревьев на внесение в почву азотных удобрений и на изоляцию корней выясняется, что деревья IV класса Крафта значительно лучше отзываются на эти формы вмешательства в жизнь сообщества (см. таблицу). Интересно и то, что деревья различных фитоценотических рангов обнаруживают довольно близкую реакцию на внесение в почву азотных удобрений и изоляцию от корневых систем окружающих деревьев. В этом варианте опытов обнаруживаются сравнительно близкие показатели увеличения прироста древесины.

Изложенные данные позволяют сделать некоторые предварительные выводы о причинах дифференциации и факторах, определяющих прирост деревьев в ельниках сфагново-черничных. Во-первых, приводимые здесь данные хорошо укладываются в рамки существующих представлений, согласно которым баланс азота в биогеоценозах еловых лесов тайги является крайне напряженным. Как показано многими исследователями (Tamm, 1956, 1971; Карпов 1960; Орлов, 1966; Гортинский, 1973; Орлов и др., 1974), дефицит усвояемых форм азота в почвах этой зоны является главным фактором, определяющим флористические особенности, строение и продуктивность этих фитоценозов. Выводы этих авторов основываются на данных сравнительных исследований питательного режима почв таежной зоны, на результатах опытов с удобрениями и экспериментов фитоценологического характера.

Из наших данных видно, что дифференциация деревьев по классам Крафта в низкопродуктивных древостоях ели теснейшим образом связана с азотным режимом почв и конкуренцией между корневыми системами деревьев за усвояемые формы азота. Казалось бы, из-за сильного затенения

соседними более высокими деревьями сильноугнетенные деревья IV класса Крафта должны хуже отзываться на улучшение азотного режима почвы. В действительности наблюдается обратное. В густых и сомкнутых древостоях ельника сфагново-черничного эти деревья более чутко реагируют на внесение в почву азотных удобрений и на изоляцию от корневых систем окружающих, более мощно развитых особей III класса Крафта. Следовательно, не только затенение кронами соседних деревьев, но и поглощение их корневыми системами усвояемых форм азота уменьшает прирост древесины и обусловливает формирование угнетенной части древостоя с небольшим диаметром ствола и слаборазвитой кроной. С другой стороны, наши опыты показывают, что недостаток усвояемых форм азота в торфянисто-подзолистой почве является одним из главных факторов, ограничивающих рост и продукцию древесины в ельниках сфагново-черничных.

ЛИТЕРАТУРА

Биологическая продуктивность ельников. (1971). Матер. I Всес. совещ. *Picea*. Тарту. — Битвинскас Т. Т. (1974). Дендроклиматические исследования. — Всесоюзное совещание по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах. (1973). Тез. докл. Петрозаводск. — Гортинский Г. Б. (1973). Опыт причинного анализа факторов, определяющих погодичную динамику прироста древесины. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. — Карпов В. Г. (1960). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Орлов А. Я. (1966). Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. В кн.: Влияние избыточного увлажнения на продуктивность лесов. — Орлов А. Я., С. П. Кошельков, В. В. Осипов, А. А. Соколов. (1974). Типы лесных биогеоценозов южной тайги. — Смирнов В. В. (1971). Первичная биологическая продуктивность еловых и производных от них фитоценозов европейской части СССР. Автореф. докт. дисс. — Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. (1973). Сб. работ под ред. В. Г. Карпова. — Leikola M. (1969). The influence of environmental factors on the diameter growth of forest trees. Auxanometric study. Acta Forestalia Fennica, 92. — Tamm C. O. (1956). Studier över skogens näringsförhällanden. Medd. Stattens skogsförsöksanstalt, 82. — Tamm C. O. (1971). Primary production and turnover in a spruce forest ecosystem with controlled nutrient status (a swedish IBP-project).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1974.

УДК 581.84+581.1]581.45 : 575.255 : 674.031.623.23

Н. Е. Косиченко, С. А. Петров

АНАТОМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ ХИМЕРНОГО ТОПОЛЯ КАЗАХСТАНСКИЙ-272 И КОМПОНЕНТОВ ПРИВИВКИ

N. E. KOSICHENKO, S. A. PETROV. ANATOMICAL AND PHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF LEAVES OF CHIMERICAL POPLAR KAZAKHSTANSKY-272 AND GRAFTING COMPONENTS

Изучены анатомическое строение листьев и их некоторые физиологические показатели (общее содержание воды, содержание свободной воды, концентрация клеточного сока, содержание целлюлозы в древесине) у химерного тополя Казахстанский-272, полученного прививкой тополя Бахофена на тополь итальянский пирамидальный. Химерный тополь по строению эпидермиса обнаруживает сходство с привоем, а по структуре внутренних тканей листа и по большинству физиологических функций — с подвоем. Сделан вывод о том, что он является периклинальной монохламидной химерой.

Изучение законов формообразования растений путем хирургического вмешательства является одним из основных экспериментально-морфологических направлений в биологии (Кренке, 1947). Пожалуй, самым инте-

ресным в хирургии растений является вопрос о прививочных химерах. Гибридизация, особенно отдаленных в систематическом отношении видов, вследствие наличия генетических барьеров (несовместимость гамет) часто не дает положительных результатов. В этих случаях заманчивой представляется идея синтеза в одном организме положительных качеств видов путем получения прививочных химер. Именно из этих позиций исходил Н. И. Вавилов (1937), указывая на возможность использования растительных химер в растениеводстве.

В ботанической литературе имеется довольно много сообщений о получении в результате прививок форм, несущих промежуточные признаки их компонентов. Классическим примером в этом отношении является широко известный ракитник Адама *Laburnocytisus adami* Poit, полученный в 1825 г. французским садовником Адамом от прививки ракитника пурпурного *Cytisus purpureus* Scop. на ствол обыкновенного желтоцветного ракитника *Laburnum anagyroides* Ned. Часто упоминаются также прививочные химеры, полученные от прививки мушмулы на боярышник, айвы на грушу, персика на миндаль, апельсина на лимон. Более обширные сведения о химерах растений имеются в сводках В. М. Исаева (1922—1923), В. Л. Рыжкова (1940), Н. П. Кренке (1947), причем в некоторых работах (Ржавитин, 1960; Мампория, 1969) химерные образования без достаточных оснований рассматриваются как вегетативные гибриды.

Сведений об экспериментальном получении прививочных химер у видов *Populus* L. немного. Баур (цит. по: Кренке, 1947) сообщил о химерах, полученных от прививки тополя канадского на тополь черный. П. Л. Богданов (1935, 1946) получил два новых сорта от прививки тополя черного на тополь душистый и тополя канадского на тополь душистый. Химерную природу этих сортов доказал в результате их детального изучения А. Е. Васильев (1962, 1963, 1964). Нами (Петров, Рязанцева, 1966, 1968) были получены три новые прививочные химеры от прививки тополя Бахофена на тополь итальянский пирамидальный, гибридного тополя Московский на тополь итальянский пирамидальный и тополя алжирского на тополь дельтовидный.

Из трех вышеназванных химерных форм наибольший научный и практический интерес представляет прививочная химера, возникшая от прививки тополя Бахофена *P. bachofenii* Wierzb. на тополь итальянский пирамидальный *P. nigra* L. cv. *'italica'* и описанная нами как тополь Казахстанский-272 (Петров, Рязанцева, 1968). Были изучены морфологические особенности и гистоанатомическое строение побегов этого тополя в сравнении с компонентами прививки (Петров, Скупченко, 1971). При этом оказалось, что по ряду признаков вегетативных и генеративных органов химера занимает промежуточное положение между исходными видами. По некоторым же признакам (наличие в коре склереид, образование полос лубяных волокон) химера индивидуальна, т. е. отлична от исходных видов. Признаки химеры полностью сохраняются при вегетативном размножении.

Дальнейшие исследования были направлены на изучение анатомического строения листовых пластинок и некоторых биологических особенностей тополя Казахстанский-272 и компонентов прививки. Результаты этих исследований и являются предметом настоящего сообщения.

Материал и методика. Материалом для исследования служили листья однолетних растений, выращенных из укорененных черенков. Каждый клон был представлен тремя растениями. Образцы листьев брали из средней части побегов.

Строение и размеры устьиц изучали на люминесцентном микроскопе МЛ-2Б, используя явление первичной флуоресценции утолщенной и лигнифицированной прищелевой стенки замыкающих клеток. Это позволило произвести наблюдения прижизненного состояния устьиц, не отделяя эпидермис от мезофилла, на образцах листовой пластинки, вырезанных на $^1/_3$ длины от основания листьев. Вырезанные участки листьев тут же помещали в глицерин и на одних и тех же образцах изучали устьица верхнего и нижнего эпидермиса. Сильно развитые трихомы нижнего эпидермиса

тополей Бахофена и Казахстанский-272 в местах взятия образцов удаляли механически, путем стирания. Для изучения анатомической структуры в наиболее широкой части листьев изготовляли на микротоме поперечные срезы листовой пластинки вместе с главной жилкой. Полученные срезы подкрашивали сафранином, суданом III, заключали в глицерин и исследовали под световым микроскопом. При изучении размеров тканей и клеток производили по 25 измерений для каждого показателя и результаты обрабатывали биометрическими методами.

Концентрацию клеточного сока листьев и содержание свободной воды в них определяли рефрактометрическим методом (Лобов, 1949), общее содержание воды — термовесовым методом, pH и Eh клеточного сока — с помощью pH-метра — милливольтметра, содержание целлюлозы в древесине побегов — азотно-щелочным методом (Никитин, 1960).

Результаты исследований. Эпидермис тополя итальянского пирамидального отличается большей толщиной (табл. 1). Наиболее же важными отличительными признаками его строения являются полное отсутствие волосков на нижней и наличие устьиц на верхней стороне листовой пластинки (57 на 1 мм^2). На верхнем эпидермисе тополей Бахофена и Казахстанский-272 устьица не образуются. Все они находятся на нижнем эпидермисе, хорошо защищенном густым войлочным опушением (см. рисунок). Устьиц здесь значительно больше (340 на 1 мм^2), чем у тополя итальянского пирамидального (199 на 1 мм^2). Они парацитного, реже аномоцитного типа. Устьица овальные, но у подвоя они сильно вытянуты.

ТАБЛИЦА 1

Анатомическая характеристика листовой пластинки

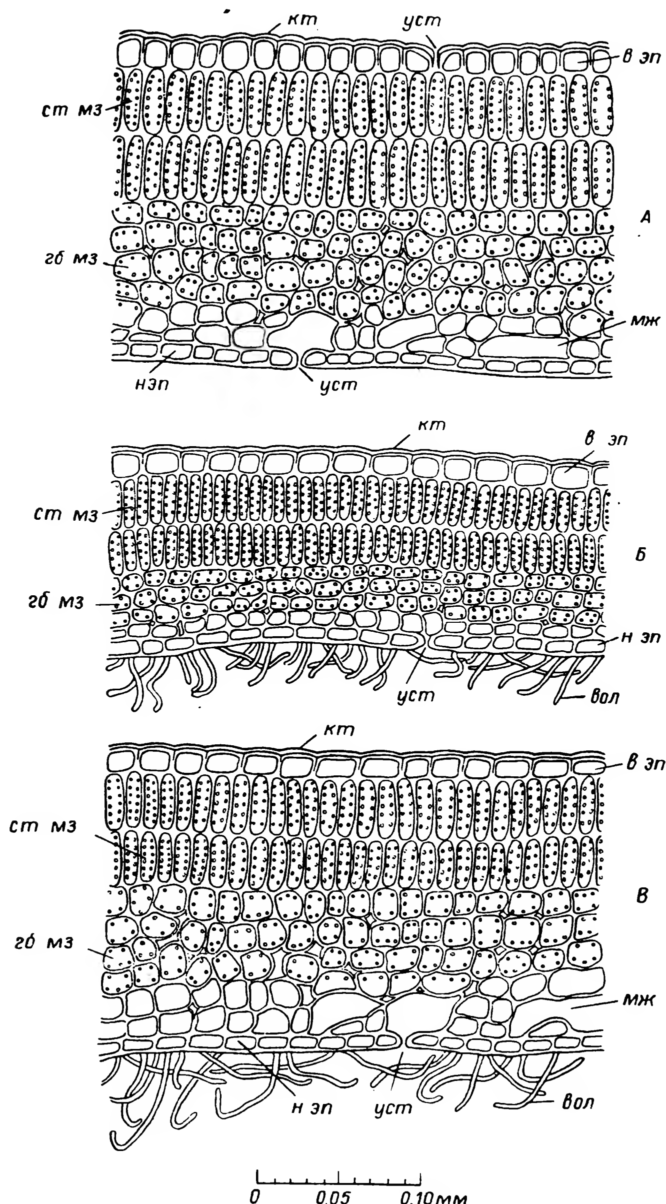
Анатомические показатели	Тополь Казахстанский-272 (химера)	Тополь Бахофена (привой)	Тополь итальянский пирамидальный (подвой)
Толщина верхнего эпидермиса с кутикулой, мкм	14±0.2	14±0.2	20±0.3
Число устьиц на 1 мм^2 верхнего эпидермиса	—	—	57±1.6
Толщина нижнего эпидермиса, мкм	8±0.2	8±0.2	11±0.2
Число устьиц на 1 мм^2 нижнего эпидермиса	340±5.0	340±5.0	199±4.5
Длина устьиц, мкм	26±0.5	27±0.6	32±0.6
Ширина замыкающей клетки устьиц, мкм	9±0.2	9±0.2	7±0.2
Толщина столбчатого мезофилла, мкм	75±2.8	54±2.6	80±3.0
Толщина губчатого мезофилла, мкм	93±3.2	44±3.2	89±3.1
Толщина листовой пластинки, мкм	190±4.0	120±3.8	200±5.0

По всем показателям, характеризующим особенности строения эпидермиса, тополи Бахофена и Казахстанский-272 между собой достоверно не различаются. Эпидермис этих тополей обнаруживает черты очень близкого структурного сходства, тогда как у тополя итальянского пирамидального он имеет значительные качественные и количественные особенности.

У изученных тополей степень развития внутренних тканей листа не одинакова. У подвоя (тополя итальянского) и химеры мезофилл развит сильнее: столбчатый мезофилл в 1.5 раза, а губчатый — в 2 раза толще, чем у привоя (тополя Бахофена). Значительным развитием у первых двух тополей отличается также центральная жилка и слагающие ее ткани: колленхима, основная паренхима и ткани проводящего пучка — древесина, луб и кольцо склеренхимных волокон.

Таким образом, анатомическое изучение листьев показало, что эпидермис химерного тополя имеет сходное строение с эпидермисом тополя Бахофена, а внутренние ткани листа химеры — с таковыми у тополя итальянского пирамидального.

Совмещение в одном организме тканей растений различных генотипов, достигаемое прививкой, приводит к значительным изменениям биологии химерной формы. В этом убеждает изучение некоторых физиологических показателей химеры в сравнении с компонентами прививки (табл. 2).



Часть листовой пластинки тополей (поперечный срез).

А — *Populus nigra* L., cv. *'itâlica'*, *Б* — *P. bachofenii*, *В* — химерный тополь Казахстанский-272; *кт* — кутикула; *в эп* — верхний эпидермис; *ст мз* — столбчатый мезофилл; *гб мз* — губчатый мезофилл; *мж* — межклетники; *н эп* — нижний эпидермис *уст* — устьица; *вол* — волоски.

Анализ приведенных материалов показывает, что по большинству изученных физиологических показателей химерный тополь обнаруживает определенное сходство с подвоем (общее содержание воды в листьях, содержание свободной воды, концентрация клеточного сока, содержание целлюлозы в древесине), однако по величине окислительно-восстановительного потенциала он ближе к привою. По содержанию связанной воды в листьях он занимает промежуточное положение.

ТАБЛИЦА 2

Средние за вегетационный период значения физиологических показателей

Показатели	Тополь Казахстанский-272 (химера)	Тополь Бахофена (привой)	Тополь итальянский пирамидальный (подвой)
Общее содержание воды, %	68.4	60.3	64.7
Содержание свободной воды, %	30.6	36.6	31.0
Содержание связанной воды, %	27.8	23.7	33.7
Концентрация клеточного сока, %	14.7	19.0	15.2
pH клеточного сока	5.4	5.2	5.5
Eh клеточного сока, мв	167.0	183.0	97.0
Содержание целлюлозы в древесине, %	39.8	41.6	39.2

Исходя из анатомического строения листьев, можно сделать вывод, что химерный тополь Казахстанский-272 относится к типу периклинальных монохламидных химер с покровом из тополя Бахофена и вложением из тополя итальянского пирамидального. В соответствии со структурными особенностями листьев химерный тополь по большинству физиологических показателей также более сходен с подвоем.

ЛИТЕРАТУРА

Богданов П. Л. (1935). Химеры у тополей. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 44, 2. — Богданов П. Л. (1946). Вегетативные гибриды тополей. ДАН СССР, 54, 4. — Вавилов Н. И. (1937). Пути советской селекции. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Васильев А. Е. (1962). Строение листьев у межвидовых периклинальных химер тополей. ДАН СССР, 146, 3. — Васильев А. Е. (1963). Вегетативное расщепление у тополей и его закономерности. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 48. — Васильев А. Е. (1964). Некоторые вопросы биологии растительных химер. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 54. — Исаев В. М. (1922—1923). Химеры. Тр. по прикл. бот. и селекц., 13, 4. — Кренке Н. П. (1947). Химеры растений. — Лобов М. Ф. (1949). К вопросу о способах определения потребности растений в воде при поливах. ДАН СССР, 66, 2. — Мампория Ф. Д. (1969). Проблема вегетативной гибридизации растений. — Никитин В. М. (1960). Химия древесины и целлюлозы. — Петров С. А., П. А. Рязанцева. (1966). Экспериментальное получение трех новых химер тополя. Вестн. с.-х. науки, 5. — Петров С. А., П. А. Рязанцева. (1968). Новый химерный тополь Казахстанский-272. Вестн. с.-х. науки, 6. — Петров С. А., В. Б. Скупченко. (1971). Морфологические особенности и гистоанатомическое строение побегов химерного тополя Казахстанский-272 и компонентов прививки. Изв. высш. учебн. завед., Лесн. ж., 2. — Ржавитин В. Н. (1960). Вегетативная гибридизация растений. Уч. зап. Мордовск. унив., 10. — Рыжков В. Л. (1940). Химеры и гистогенез растений. Усп. совр. биол., 13.

Центральный научно-исследовательский институт лесной генетики и селекции, г. Воронеж.

Получено 5 IX 1974.

УДК 531.42 : 58(285.3)634.948 : 581.524.3(571.16)

Ф. З. Глебов, Л. С. Толейко

О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ, ЛЕСООБРАЗОВАТЕЛЬНОМ И БОЛОТООБРАЗОВАТЕЛЬНОМ ПРОЦЕССАХ

F. Z. GLEBOV, L. S. TOLEIKO. ON THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF MIRE FORESTS, FOREST FORMATION AND MIRE FORMATION PROCESSES

Статья посвящена результатам стационарных исследований, выполненных в 1967—1972 гг. в южнотаежной подзоне Западной Сибири. Приведены данные о фитоценотических особенностях, первичной биологической продукции, годичном круговороте фитомассы, азота и зольных элементов для трех типов болотных лесов различной трофности. Предлагаются критерии определения в болотном лесу степени выраженности болотообразовательного и лесообразовательного процессов.

Международная биологическая программа (МБП) стимулировала множество публикаций, посвященных первичной биологической продуктивности различных наземных биогеоценозов. Однако по заболоченным и болотным лесам исследований выполнено мало, что связано в основном с недостаточной разработанностью их методик и большой трудоемкостью (Солоневич, 1971). Среди отечественных исследований можно назвать лишь работы Н. И. Пьявченко (1960, 1967а, б), А. Л. Кощеева (1962), Н. И. Пьявченко и З. А. Сибиревой (1962), Н. Г. Солоневич (1963), Н. И. Базилевич (1967), Н. И. Шадриной (1968, 1969), В. И. Валуцкого (1971), Н. И. Пьявченко и Г. А. Елиной (1973).

Количество и распределение биомассы в ярусах и фракциях фитоценозов и заключенных в ней химических элементов, характеризуя первичную продуктивность, дают также представление о биологическом круговороте, который можно рассматривать как интегральный показатель характера биогеоценотических процессов. В свое время было доказано, что процесс болотообразования диалектичен, противоречив и обратим, и его ослабление во времени и пространстве ведет к облесению болот. Это положение основано на анализе обширной литературы, привести которую здесь нет возможности; сошлемся лишь на сводки по лесному болотоведению, принадлежащие Н. И. Пьявченко (1957, 1963, 1967в, 1970). Одним из проявлений ослабления болотообразования является возникновение на месте открытых болот так называемых вторичных болотных лесов (Пьявченко, 1963). Географическое изучение их природы показало (Глебов, 1969, 1970), что в них одновременно идут два противоположных процесса: болотообразовательный, возбудителем которого служат гигро- и гидрофильные травы и мхи, и лесообразовательный, обусловленный древостоем.

Цель настоящей работы — установить на основе стационарных исследований в болотных лесах различной трофности количественные показатели биологической продуктивности и круговорота веществ и попытаться выявить с помощью таких показателей условия и критерии степени выраженности лесо- и болотообразовательного процессов.

Работа выполнена в 1967—1972 гг. на расположенном в южнотаежной подзоне в междуречье Оби и Томи Томском стационаре Института леса и древесины Сибирского отделения АН СССР.

Объектами работы послужили три постоянные пробные площади, подобранные таким образом, чтобы на них был различный гидрологический режим и чтобы в отличие от аналогичных исследований других авторов древостои на площадях имели примерно одинаковый запас стволовой древесины. Последнее важно для выявления роли древостоя в формировании биомассы при различном водно-минеральном питании. Детальное лесоболотоведческое описание и характеристика гидрологического режима пробных площадей содержатся в работе Ф. З. Глебова и С. Р. Александро-

вой (1973). В настоящей статье приведем лишь некоторые сведения, необходимые для выяснения особенностей накопления фитомассы.

Пробная площадь 20/67 характеризует тип леса сосняк чернично-сфагновый. Она расположена на крутом склоне небольшого верхового выпуклого болотного массива и питается атмосферными водами.

Состав верхнего полога, к которому отнесены деревья начиная со ступени толщины 8 см (по 4-сантиметровой шкале), — 10С, ед. Б, К; запас древесины — 205 м³/га, полнота — 0.9, средний диаметр $D_{ср}$ сосны (*Pinus sylvestris*)[1] — 16.6 см, средняя высота $H_{ср}$ — 13.3 м, преобладающий возраст A — 100—110 лет, класс бонитета — V. Состав нижнего полога, четко отграниченного от верхнего, — 6С3К1Б, запас — 5 м³/га (подсчитано на основе данных о количестве и размерах деревьев и объемного веса древесины).

Хорошо развитый, но в силу олиготрофности экологической ниши бедный в видовом отношении и состоящий почти целиком из кустарничков травяно-кустарничковый ярус покрывает 70% поверхности. В I подъярусе доминирует багульник *Ledum palustre*, вместе с ним растет хамаедафне болотная *Chamaedaphne calyculata*, разреженные куртины образует голубика *Vaccinium uliginosum*. II подъярус состоит из доминанта фитоценоза — черники *Vaccinium myrtillus*, брусники *V. vitis-idaea*, осоки *Carex globularis*. В III подъярусе находятся морошка *Rubus chamaemorus* и клюква *Oxycoccus quadripetalus*. Сплошной моховый покров на 65% состоит из сфагнов, из которых основной фон образуют *Sphagnum fuscum* и *S. nemoreum*. Вкраплениями в основном фоне, формируя отдельные повышения, встречаются *S. magellanicum*, *S. russowii*, *S. angustifolium* и *S. fallax*. Вместе со сфагнами растут *Aulacomnium palustre* и *Polytrichum strictum*. Значительная площадь проективного покрытия (35%) приходится на лесной мезофит *Pleurozium schreberi*, с которым в примеси встречается *Dicranum polysetum*.

Мощность торфяника на пробной площади колеблется от 3.5 до 4.5 м. Залежь верховая, фускум-вида. Ее зольность — 3.9—5.9%, степень разложения — 10—22%, водный pH — 3.3—4.5, степень насыщенности основаниями — 4.5—5.6%.

Пробная площадь 22/67 характеризует тип леса сосняк вахтово-сфагновый. Она расположена на переходной части болотного массива, залегающего в долине небольшой речки. Участок болота, где заложена площадь, находится невдалеке от уступа водораздельного песчаного плато и питается главным образом за счет выклинивания из-под него мягких грунтовых вод.

Состав верхнего полога древостоя — 8С2Б, запас древесины — 205 м³/га, полнота — 1.2. Таксационные показатели сосны: $D_{ср}$ — 15.3 см, $H_{ср}$ — 12.5 м, A — 90 лет, класс бонитета — V; показали березы *Betula pubescens*: $D_{ср}$ — 11.8 см, $H_{ср}$ — 13.7 м, A — 60 лет, класс бонитета — IV. Состав нижнего древесного полога — 8С2Б, ед. К, Е. Он хорошо отграничен от верхнего и имеет запас 10 м³/га.

Четкая дифференциация микрорельефа обусловила расчленение травяно-кустарничкового и мохового ярусов на две синузии: кустарничково-сфагновую, расположенную на повышениях и покрывающую 30% площади, и вахтово-сфагновую — в понижениях, занимающую 70% площади. Из-за высокой сомкнутости крон деревьев степень проективного покрытия травяно-кустарничкового покрова невелика и составляет в среднем 30%. В I подъярусе кустарничково-сфагновой синузии преобладает хамаедафне болотная, встречается багульник болотный; II подъярус образует брусника, клюква четырехлепестная и грушанка *Pirola rotundifolia*. В вахтово-сфагновую синузию входят: в I подъярусе — осоки *Carex irigua*,

[1] Названия видов растений за исключением мохообразных приводятся по «Флоре СССР» (1934—1964), сфагновых мхов — по определителю Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968), остальных листостебельных мхов — по А. Л. Абрамовой, Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1961).

C. canescens и *C. tenuiflora*, вейник *Calamagrostis langsdorffii*, хвощ *Equisetum silvaticum*; во II подъярусе — вахта *Menyanthes trifoliata*, сабельник *Comarum palustre*, наумбургия *Naumburgia thyrsiflora* и папоротник Линнея *Gymnocarpium dryopteris*.

Мхами покрыто 95% поверхности. Основной фон (75% покрытия) дает *Sphagnum angustifolium*, остальная площадь занята *S. magellanicum*, *S. fimbriatum*, *Calliergon giganteum*, *Aulacomnium palustre* и *Pleurozium schreberi*.

Мощность торфяника на пробной площади варьирует от 1.3 до 3.7 м. Залежь переходная, многослойная лесотопяная. Зольность торфа — 6.2—10.5%, степень разложения — 21—31%, водный pH — 4.7—7.0, степень насыщенности основаниями — 21.2—36.3%.

Пробная площадь 21/67, заложена на низинном болотном массиве. Тип леса — кедровник кочкарно-болотно-разнотравный. Участок болота, где находится площадь, питается жесткими глубинными напорными грунтовыми водами.

Для пробной площади характерен ярко выраженный микрорельеф, обусловливающий дифференциацию биогеоценотической структуры. Наиболее высокие и крупные повышения находятся под кронами биогрупп больших деревьев кедра *Pinus sibirica* и лиственницы *Larix sibirica*, образованы скоплением их скелетных корней, покрытых подушкой зеленых лесных мхов, и внутри под корнями имеют пустоты. Такие повышения служат местоположением психромезофильной мелкотравно-зеленомошно-древесной парцеллы, покрывающей 10% площади. 60% площади приходится на мезогигрофильную кочкарно-болотно-осоково-древесную парцеллу, занимающую средние по высоте местоположения под кронами средних и мелких деревьев и в прогалинах. Остальная часть площади (30%) занята гигрофильной болотно-разнотравной парцеллой, расположенной в прогалинах-мочажинах.

Верхний полог древостоя имеет состав 6К2Лц1Б1Е, запас древесины 170 $м^3$/га, полноту — 0.7. Таксационные показатели кедра: $D_{ср}$ — 20.9 см, $H_{ср}$ — 16.5 м, A — 140—160 лет, класс бонитета — V; показатели лиственницы: $D_{ср}$ — 26.9 см, $H_{ср}$ — 19.5 м, A — 200 лет, класс бонитета —IV; показатели березы: $D_{ср}$ — 13.4 см, $H_{ср}$ — 13.9 м, A — 70 лет, класс бонитета — IV; ели *Picea obovata*: $D_{ср}$ — 9.5 см, $H_{ср}$ — 9.0 м, A — 110 лет. Ель находится за пределами шкалы классов бонитета. Состав нижнего древесного полога — 6Б3Е1К+П, С, ед. Лц, запас — 30 $м^3$/га. Для древостоя в целом характерны высокая степень разновозрастности и вертикальная сомкнутость полога. Подлесок имеется только в первых двух названных парцеллах и представлен единичными куртинами можжевельника *Juniperus communis* и деревцами рябины *Sorbus aucuparia*.

Общая степень покрытия почвы травяным ярусом — 80%. В психромезофильной парцелле травостой изрежен и образован седмичником *Trientalis europaea*, грушанкой и майником *Majanthemum bifolium*. В мезогигрофильной парцелле ярус почти сомкнут. I подъярус образован дудником *Angelica sylvestris*. Во II подъярусе, занимающем господствующее положение, доминируют кочкообразующие осоки *Carex appropinquata* и *C. caespitosa* и вейник *Calamagrostis neglecta*. Здесь же растет трищетинник *Trisetum sibiricum*. III подъярус состоит из костяники *Rubus saxatilis*, подмаренника *Galium uliginosum*, щитовника *Dryopteris thelypteris*, брусники, ятрышника *Orchis traunsteineri*, линнеи *Linnaea borealis* и клюквы четырехлепестной. В разреженный травостой гигрофильной парцеллы входят вахта трехлистная, калужница *Caltha palustris*, хвощ *Equisetum heleocharis* и сабельник болотный.

Мхами покрыто 80% площади. В психромезофильной парцелле преобладает *Pleurozium schreberi*, вместе с ним растут *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelhus triquetrus*. В мезогигрофильной и гигрофильной парцеллах доминирует *Mnium rugicum*, половину покрова в первой из этих парцелл образуют *Sphagnum warnstorfii*, *Aulacomnium palustre* и *Climacium dendroides*, во второй — значительную примесь дает *Helodium blandowii*.

Мощность торфяной залежи на пробной площади колеблется от 3.8 до 5.3 м. Залежь — низинная многослойная лесотопяная. Зольность торфа 8.9—25.7%, степень разложения — 28—37%, водный pH — 6.0—7.2, степень насыщенности основаниями — 75—80%.

Методика исследований

Исследования продуктивности проводились по сводной методике, основанной на работах Н. И. Пьявченко (1966, 1967а), А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967), Л. Е. Родина, Н. П. Ремезова и Н. И. Базилевич (1968), а также по «Методике к составлению программы-минимум по изучению биологической продуктивности растительных сообществ», разработанной коллективом сотрудников Института леса и древесины. В ходе работ нами были сделаны некоторые методические дополнения.

Надземная часть основного древесного полога учтена по 43 модельным деревьям, характеризующим классы с равным количеством стволов; биомасса скелетных корней рассчитана по площади питания 8 средних деревьев. Продуктивность нижнего полога установлена на 650 модельных деревьях разных пород и размеров, взятых вместе со скелетными корнями. Масса деятельных корней определена в 103 образцах, извлеченных из почвы специальным буром-шаблоном. Продуктивность травяно-кустарничкового и мохового ярусов установлена на 105 учетных площадках размером 1.0 и 0.25 м². Запас мертвого органического вещества в корнеобитаемом слое торфа определен в 55 почвенных монолитах. Учет опада древесного яруса был произведен в 45 деревянных опадоуловителях размером 1.0 и 0.25 м². Летний опад собирался через каждые 10 дней, осенний (с начала массового листопада) — через 5, зимний — один раз весной. Опад кустарничков определен с помощью деревянных опадоуловителей, установленных на высоте 2—3 см от поверхности. Масса их ежегодно отмирающих корней принята равной 5% от их общего количества, а масса отмирающей части мохового покрова — равной 70% годового прироста (Пьявченко, Сибирева, 1962; Пьявченко, 1967а).

Для валового химического анализа было проведено сухое озоление растительного материала. Определение калия сделано на пламенном фотометре; фосфора — колориметрическим методом (по Труогу—Мейеру), алюминия и железа — комплексометрическим методом с трилоном Б; кремния — весовым методом; кальция, магния и марганца — с помощью эмиссионного спектрального анализа по методике, предложенной Д. П. Митрофановым (1973). Азот определен по методу Кьельдаля.[2]

Результаты исследования

Исследования показали, что общее количество живой фитомассы (табл. 1) во всех типах леса примерно одинаково — 174—177 т/га, причем от 94 до 97% ее приходится на древостой. Надземная часть древостоя намного превышает подземную: 69% от общего количества древесной массы в сосняке чернично-сфагновом, 73% — в вахтово-сфагновом и 71% — в кедровнике. Вместе с тем это несколько меньше, чем в суходольных лесах, где надземная часть составляет 75—82% (Родин, Базилевич, 1965). Таким образом, подтверждаются данные А. Л. Кощеева (1962), Л. Н. Згуровской (1963) и Н. И. Пьявченко (1967а) о том, что в условиях анаэробиоза увеличивается относительная доля корней в древесной массе.

Запас подземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса, состоящего главным образом из болотных растений, незначительно (в сосняке чернично-сфагновом) или намного (в сосняке вахтово-сфагновом и в кедровнике) больше надземной. Это объясняется тем, что в олиготрофном сосняке на побегах кустарничков по мере их погребения сфагновыми мхами

---

[2] Спектральный анализ выполнен Д. П. Митрофановым, все остальные анализы — А. Я. Прохоровой.

ТАБЛИЦА 1

Общий запас фитомассы (абсолютно сухой вес) болотных лесов Томского стационара и содержание в ней азота и некоторых зольных элементов

Ярусы и части фитоценозов	Фитомасса, ц/га	Химические элементы, кг/га									
		N	Si	Ca	K	Mg	P	Al	Fe	Mn	всего
Пробная площадь 20/67, сосняк чернично-сфагновый											
Древесный ярус	1647	326.7	66.8	229.5	156.9	45.9	41.0	56.2	35.8	20.9	979.7
надземная часть	1148	231.9	41.8	134.7	97.0	30.9	26.0	36.2	15.8	15.9	630.2
подземная часть	499	94.8	25.0	94.8	59.9	15.0	15.0	20.0	20.0	5.0	349.5
Травяно-кустарничковый ярус	41	25.0	3.9	10.9	21.8	2.4	3.4	0.6	0.4	4.9	73.3
надземная часть	19	13.9	1.7	7.6	12.4	1.5	1.7	0.4	0.2	1.9	41.3
подземная часть	22	11.1	2.2	3.3	9.4	0.9	1.7	0.2	0.2	3.0	32.0
Моховый ярус	54	51.9	80.3	15.0	27.3	2.7	4.3	5.4	0.5	1.1	188.5
Всего	1742	403.6	151.0	255.4	206.0	51.0	48.7	62.2	36.7	26.9	1241.5
Пробная площадь 22/67, сосняк вахтово-сфагновый											
Древесный ярус	1717	482.1	82.8	445.9	216.7	102.5	54.9	71.6	44.6	25.6	1526.7
надземная часть	1250	300.6	59.4	292.4	115.1	70.4	29.4	55.1	18.5	18.7	959.6
подземная часть	467	181.5	23.4	153.5	101.6	32.1	25.5	16.5	26.1	6.9	567.1
Травяно-кустарничковый ярус	20	13.4	6.3	11.0	8.1	2.6	3.1	0.6	0.8	1.6	47.5
надземная часть	6	5.7	3.5	3.4	3.5	0.9	0.6	0.2	0.3	0.4	18.5
подземная часть	14	7.7	2.8	7.6	4.6	1.7	2.5	0.4	0.5	1.2	29.0
Моховой ярус	33	30.9	52.0	8.8	18.2	1.6	2.6	3.3	0.3	0.7	118.4
Всего	1770	526.4	141.1	465.7	243.0	106.7	60.6	75.5	45.7	27.9	1692.6
Пробная площадь 21/67, кедровник кочкарно-болотно-разнотравный											
Древесный ярус	1706	584.6	92.0	572.2	217.0	191.4	53.5	60.8	31.7	31.5	1834.7
надземная часть	1208	331.9	66.6	322.6	123.1	90.2	33.3	32.7	18.8	21.4	1040.6
подземная часть	498	252.7	25.4	249.6	93.9	101.2	20.2	28.1	12.9	10.1	794.1
Травяной ярус	43	51.0	27.1	52.6	39.5	13.1	12.9	0.9	3.3	2.2	202.6
надземная часть	13	28.1	21.7	16.8	28.7	3.5	2.7	0.3	1.2	0.4	103.4
подземная часть	30	22.9	5.4	35.8	10.8	9.6	10.2	0.6	2.1	1.8	99.2
Моховой ярус	26	33.8	19.5	26.5	38.2	3.1	4.2	1.3	1.8	0.8	129.2
Всего	1775	669.4	138.6	651.3	294.7	207.6	70.6	63.0	36.8	34.5	2166.5

образуется множество придаточных корней, что отмечалось и другими авторами (Кощеев, 1955; Солоневич, 1963; Пьявченко, 1967а). Что же касается значительной доли подземной массы в травяном ярусе кедровника (68%) и мезотрофного сосняка (70%), то это связано с обилием вахты трехлистной, осок сближенной и дернистой и некоторых других видов с хорошо развитой и глубоко проникающей корневой системой.

Выявленные нами различия в соотношениях надземной и подземной фитомассы древостоя и травяно-кустарничкового яруса косвенно подтверждаются массовыми наблюдениями многих исследователей, обобщенными С. Н. Тюремновым (1940, 1949) в параллельных классификациях торфяно-болотных фитоценозов и видов торфа. В этих классификациях фитоценозам древесной группы соответствуют виды торфа, в которых содержание остатков древесины составляет всего лишь 35% или несколько более, тогда как фитоценозам травяной группы — виды торфа, в которых на

ТАБЛИЦА 2

Годичный круговорот фитомассы (абсолютно сухой вес), азота и некоторых зольных элементов в болотных лесах Томского стационара, кг/га

Анализируемые показатели	Древесный ярус			Травяно-кустарничковый ярус			Моховой ярус			Всего		
	общий прирост фитомассы и содержание элементов в нем	опад фитомассы и содержание элементов в нем	истинный прирост фитомассы и содержание элементов в нем	общий прирост фитомассы и содержание элементов в нем	опад фитомассы и содержание элементов в нем	истинный прирост фитомассы и содержание элементов в нем	общий прирост фитомассы и содержание элементов в нем	опад фитомассы и содержание элементов в нем	истинный прирост фитомассы и содержание элементов в нем	общий прирост фитомассы и содержание элементов в нем	опад фитомассы и содержание элементов в нем	истинный прирост фитомассы и содержание элементов в нем
Пробная площадь 20/67, сосняк чернично-сфагновый												
Фитомасса	2046	1698	348	1393	1113	280	1070	696	374	4509	3507	1002
N	14.0	9.4	4.6	8.7	8.0	0.7	10.4	6.9	3.5	33.1	24.3	8.8
Si	2.9	2.6	0.3	1.3	0.7	0.6	16.0	6.7	9.3	20.2	10.0	10.2
Ca	6.9	5.5	1.4	3.8	3.5	0.3	3.1	2.0	1.1	13.8	11.0	2.8
K	5.6	3.9	1.7	7.6	6.3	1.3	5.5	3.5	2.0	18.7	13.7	5.0
Mg	1.2	1.1	0.1	0.8	0.7	0.1	0.6	0.3	0.3	2.6	2.1	0.5
P	1.4	0.9	0.5	1.2	1.0	0.2	0.9	0.6	0.3	3.5	2.5	1.0
Al	1.5	1.1	0.4	0.4	0.2	0.2	1.1	0.6	0.5	3.0	1.9	1.1
Fe	1.0	0.8	0.2	0.1	0.1	Следы	0.1	0.1	Следы	1.2	1.0	0.2
Mn	0.5	0.4	0.1	1.3	1.1	0.2	0.2	0.2	»	2.0	1.7	0.3
Сумма элементов	35.0	25.7	9.3	25.2	21.6	3.6	37.9	20.9	17.0	98.1	68.2	29.9
Пробная площадь 22/67, сосняк вахтово-сфагновый												
Фитомасса	4966	2877	2089	814	703	111	650	425	225	6430	4005	2425
N	55.9	35.8	20.1	6.9	6.2	0.7	6.1	4.0	2.1	68.9	46.0	22.9
Si	6.8	5.6	1.2	4.3	4.2	0.1	10.4	6.8	3.6	21.5	16.6	4.9
Ca	30.1	25.2	4.9	5.3	4.8	0.5	1.8	1.2	0.6	37.2	31.2	6.0
K	20.6	17.6	3.0	4.3	4.2	0.1	3.6	2.4	1.2	28.5	24.2	4.3
Mg	6.2	5.5	0.7	1.3	1.1	0.2	0.3	0.2	0.1	7.8	6.8	1.0
P	3.7	2.8	0.9	1.4	1.2	0.2	0.5	0.3	0.2	5.6	4.3	1.3
Al	2.8	1.6	1.2	0.3	0.2	0.1	0.7	0.4	0.3	3.8	2.2	1.6
Fe	1.3	0.8	0.5	0.4	0.4	Следы	0.1	0.1	Следы	1.8	1.3	0.5
Mn	1.5	1.3	0.2	0.6	0.4	0.2	0.1	0.1	»	2.2	1.8	0.4
Сумма элементов	128.9	96.2	32.7	24.8	22.7	2.1	23.6	15.5	8.1	177.3	134.4	42.9
Пробная площадь 21/67, кедровник кочкарно-болотно-разнотравный												
Фитомасса	4438	2247	2191	2270	2115	155	530	365	165	7238	4727	2511
N	51.1	29.2	21.9	33.6	31.4	2.2	6.8	4.7	2.1	91.5	65.3	26.2
Si	6.6	4.5	2.1	21.3	20.0	1.3	3.9	2.7	1.2	31.8	27.2	4.6
Ca	30.3	24.9	5.4	28.7	26.6	2.1	5.3	3.7	1.6	64.3	55.2	9.1
K	20.2	11.7	8.5	29.5	27.6	1.9	7.6	5.4	2.2	57.3	44.7	12.6
Mg	10.1	5.5	4.6	6.8	6.2	0.6	0.6	0.4	0.2	17.5	12.1	5.4
P	6.1	4.0	2.1	6.3	5.8	0.5	0.8	0.6	0.2	13.2	10.4	2.8
Al	2.8	1.3	1.5	0.5	0.4	0.1	0.3	0.2	0.1	3.6	1.9	1.7
Fe	0.9	0.8	0.1	1.8	1.7	0.1	0.4	0.3	0.1	3.1	2.8	0.3
Mn	2.1	1.9	0.2	1.0	1.0	Следы	0.2	0.1	0.1	3.3	3.0	0.3
Сумма элементов	130.2	83.8	46.4	129.5	120.7	8.8	25.9	18.1	7.8	285.6	222.6	63.0

травяное волокно приходится не менее 60%. Это говорит о том, что торф в основном образуется за счет подземных частей растений. Значение такого явления мы осветим ниже.

Количество вещества в моховом покрове обратно пропорционально трофности почвы и является наибольшим в сосняке чернично-сфагновом (следуя Пьявченко (1967б), массу живой части мхов мы приняли равной четырем годичным приростам).

На всех пробных площадях был установлен запас мертвого органического вещества в корнеобитаемом слое торфа, который характеризуется следующими цифрами: в олиготрофном сосняке — 113.5 т/га, в мезотрофном — 108.3 и в евтрофном кедровнике — 102.8 т/га. Таким образом, мертвое органическое вещество, как и живое, во всех типах леса вне зависимости от трофности фитоценоза и почвы находится примерно в одинаковых количествах.

Результаты учета фитомассы в общем годичном приросте, опаде и истинном приросте, представляющем разность между тем, что ежегодно нарастает и опадает, показывают (табл. 2), что компоненты ее годичного круговорота имеют отчетливую тенденцию к увеличению по мере повышения трофности почвы. В олиготрофном сосняке общий годичный прирост составляет 45 ц/га, опад — 35, истинный прирост — 10 ц/га; в мезотрофном сосняке — соответственно 64, 40 и 24 ц/га, а евтрофном кедровнике — 72, 47 и 25 ц/га.

Особо остановимся на истинном приросте фитомассы. Как видим, он наибольший в евтрофном кедровнике, меньше — в сосняке мезотрофном и наименьший — в сосняке олиготрофном. Соотношение компонентов прироста в этих типах леса также разное. На всех площадях по сравнению с общим запасом живой фитомассы снизилась роль древесного яруса, причем в евтрофных и мезотрофных условиях его фитомасса остается преобладающей (87 и 86%), а в олиготрофных составляет всего 35%; преобладающая часть здесь приходится на болотные компоненты — травяно-кустарничковый и моховой ярусы.

На основании данных о процентном содержании химических элементов в различных компонентах фитомассы и опаде (табл. 3) рассчитано весовое количество этих элементов в живой фитомассе (табл. 1) и их годичный биологический круговорот (табл. 2). Анализ свидетельствует, что эти показатели также находятся в зависимости от трофности почв и характера фитоценозов, а также от соотношения компонентов фитомассы.

Наибольшее содержание элементов в фитомассе (2.2 т/га) свойственно кедровнику, на втором месте стоит сосняк вахтово-сфагновый (1.7) и на последнем — сосняк чернично-сфагновый (1.2 т/га). 80—90% химических элементов приходится на древостой, причем наименьшее количество (9.8 ц/га) сосредоточено в древостое олиготрофного сосняка.

Потребление химических элементов на ежегодный общий прирост (табл. 2) в кедровнике составляет 2.9 ц/га, в сосняке вахтово-сфагновом — 1.8, в сосняке чернично-сфагновом — 1.0 ц/га. При этом в сосняке вахтово-сфагновом, где травяно-кустарничковый и моховой ярусы из-за высокой сомкнутости крон древесного полога развиты меньше, чем в двух других типах леса, основная часть химических элементов (73%) приходится на фитомассу общего прироста древостоя, а на приросты травяно-кустарничкового и мохового ярусов — соответственно 14 и 13%. В кедровнике в приросте древостоя и трав сосредоточено одинаковое количество элементов (46 и 45%), в приросте мхов — лишь 9%. В сосняке чернично-сфагновом больше всего химических элементов потребляется мхами, но разница в потреблении между различными ярусами по сравнению с другими типами леса менее существенна: на мхи приходится 38%, деревья — 36%, на травы и кустарнички — 26%.

Количество химических элементов, ежегодно возвращаемых в почву с опадом, подчиняется такой закономерности: оно больше всего в кедровнике (2.2 ц/га), затем в сосняке вахтово-сфагновом (1.3 ц/га) и меньше всего в сосняке чернично-сфагновом (0.7 ц/га). В сосняке чернично-сфагновом распределение возвращаемых химических элементов по ярусам раститель-

ТАБЛИЦА 3

Содержание азота и некоторых зольных элементов в фитомассе и опаде болотных лесов Томского стационара, % от сухого вещества

Анализируемый материал	N	Si	Ca	K	Mg	P	Al	Fe	Mn
Живые части растений									
Пробная площадь 20/67, сосняк чернично-сфагновый									
Сосна									
древесина	0.10	0.03	0.09	0.05	0.02	0.01	0.03	0.01	0.01
сучья	0.53	0.05	0.19	0.18	0.05	0.08	0.03	0.03	0.01
побеги текущего года	0.53	0.07	0.35	0.18	0.06	0.13	0.13	0.12	0.02
хвоя прошлых лет	1.14	0.10	0.40	0.42	0.08	0.09	0.06	0.03	0.07
хвоя текущего года	1.15	0.09	0.41	0.42	0.08	0.09	0.06	0.01	0.03
шишки	0.27	0.15	0.14	0.12	0.03	0.04	0.03	0.07	0.03
корни	0.19	0.05	0.19	0.20	0.03	0.03	0.04	0.04	0.01
Надземная часть кустарничков и трав	0.73	0.09	0.40	0.65	0.08	0.09	0.02	0.01	0.10
Подземная часть кустарничков и трав	0.51	0.10	0.15	0.43	0.04	0.08	0.01	0.01	0.09
Мхи, годичный прирост	0.97	1.50	0.28	0.51	0.05	0.08	0.10	0.01	0.02
Пробная площадь 22/67, сосняк вахтово-сфагновый									
Сосна									
древесина	0.11	0.03	0.13	0.04	0.04	0.01	0.04	0.01	0.01
сучья	0.58	0.11	0.29	0.20	0.05	0.07	0.06	0.07	0.03
побеги текущего года	0.58	0.21	0.47	0.23	0.05	0.07	0.06	0.08	0.03
хвоя прошлых лет	1.30	0.14	0.60	0.50	0.15	0.11	0.08	0.01	0.06
хвоя текущего года	1.33	0.12	0.61	0.50	0.14	0.11	0.08	0.01	0.05
шишки	0.30	0.30	0.18	0.31	0.07	0.05	0.04	0.04	0.03
корни	0.33	0.05	0.31	0.25	0.05	0.04	0.04	0.07	0.01
Береза									
древесина	0.09	0.04	0.30	0.06	0.06	0.01	0.04	0.01	0.01
сучья	0.64	0.07	0.50	0.18	0.09	0.08	0.06	0.04	0.02
побеги текущего года	0.67	0.06	0.50	0.21	0.12	0.05	0.04	0.03	0.01
листья	2.00	0.21	0.95	0.70	0.20	0.10	0.05	0.03	0.03
сережки	1.10	0.10	0.20	0.60	0.21	0.19	0.03	0.01	0.04
корни	0.58	0.05	0.39	0.14	0.13	0.07	0.02	0.01	0.03
Надземная часть кустарничков	0.50	0.07	0.30	0.21	0.09	0.07	0.05	0.01	0.08
Подземная часть кустарничков	0.45	0.09	0.18	0.30	0.04	0.07	0.03	0.01	0.10
Надземная часть трав	1.99	1.60	1.15	1.39	0.27	0.20	0.02	0.10	0.06
Подземная часть трав	0.76	0.23	1.13	0.40	0.26	0.33	0.03	0.07	0.06
Мхи, годичный прирост	0.97	1.60	0.27	0.56	0.05	0.08	0.10	0.01	0.02
Пробная площадь 21/67, кедровник кочкарно-болотно-разнотравный									
Береза									
древесина	0.18	0.04	0.49	0.06	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01
сучья	0.68	0.14	0.47	0.39	0.24	0.14	0.03	0.01	0.01
побеги текущего года	0.70	0.10	0.49	0.40	0.20	0.11	0.02	0.02	0.02
листья	2.02	0.16	1.42	1.12	0.36	0.27	0.06	0.02	0.04
сережки	1.30	0.15	0.20	0.70	0.20	0.09	0.02	0.02	0.03
корни	0.61	0.04	0.49	0.15	0.12	0.06	0.04	0.02	0.03
Кедр									
древесина	0.12	0.03	0.15	0.06	0.06	0.01	0.02	0.01	0.01
сучья	0.60	0.11	0.41	0.17	0.15	0.04	0.03	0.02	0.01
побеги текущего года	0.62	0.10	0.45	0.20	0.19	0.05	0.03	0.01	0.01
хвоя прошлых лет	1.53	0.16	0.83	0.38	0.38	0.18	0.14	0.02	0.16
хвоя текущего года	1.56	0.14	0.83	0.41	0.36	0.14	0.14	0.02	0.02
шишки	1.70	0.44	0.20	0.43	0.40	0.03	0.02	0.02	0.03
корни	0.48	0.05	0.52	0.21	0.23	0.05	0.07	0.02	0.02
Лиственница									
древесина	0.12	0.04	0.16	0.06	0.03	0.02	0.02	0.03	0.01
сучья	0.70	0.18	0.53	0.26	0.11	0.08	0.08	0.03	0.03

Анализируемый материал	N	Si	Ca	K	Mg	P	Al	Fe	Mn
побеги текущего года	0.72	0.16	0.52	0.25	0.12	0.07	0.07	0.02	0.03
хвоя	1.39	0.50	0.42	0.36	0.18	0.21	0.05	0.03	0.03
шишки	0.45	0.28	0.89	0.54	0.23	0.13	0.01	0.03	0.03
корни	0.52	0.06	0.48	0.19	0.21	0.02	0.05	0.04	0.01
Ель									
древесина	0.12	0.07	0.16	0.03	0.04	0.01	0.04	0.02	0.02
сучья	0.98	0.12	0.41	0.26	0.13	0.08	0.05	0.01	0.03
побеги текущего года	1.02	0.06	0.44	0.29	0.10	0.06	0.03	0.01	0.01
хвоя прошлых лет	1.39	0.14	0.46	0.30	0.15	0.18	0.06	0.01	0.03
хвоя текущего года	1.42	0.07	0.49	0.32	0.10	0.15	0.05	0.01	0.02
корни	0.39	0.05	0.52	0.19	0.25	0.03	0.06	0.02	0.03
Надземная часть трав	2.21	1.71	1.31	2.26	0.27	0.21	0.02	0.09	0.03
Подземная часть трав	0.76	0.18	1.19	0.36	0.32	0.34	0.02	0.07	0.06
Мхи, годичный прирост	1.30	0.75	1.02	1.47	0.11	0.16	0.05	0.07	0.03
Опад и отмершие корни									
Пробная площадь 20/67, сосняк чернично-сфагновый									
Древесный опад									
хвоя сосны	0.50	0.14	0.25	0.33	0.06	0.06	0.05	0.01	0.02
сучья	0.60	0.18	0.35	0.06	0.06	0.03	0.13	0.12	0.02
прочее *	0.69	0.20	0.50	0.15	0.07	0.07	0.06	0.06	0.02
Отмершие корни	0.13	0.02	0.11	0.08	0.04	0.02	0.01	0.03	0.03
Отмершие надземные части кустарничков	0.76	0.07	0.38	0.68	0.08	0.10	0.02	0.01	0.10
Отмершие корни кустарничков	0.68	0.05	0.25	0.45	0.05	0.08	0.01	0.01	0.09
Мхи, отмершая часть	0.98	0.95	0.28	0.50	0.04	0.08	0.08	0.01	0.03
Пробная площадь 22/67, сосняк вахтово-сфагновый									
Древесный опад									
хвоя сосны	0.65	0.17	0.50	0.30	0.10	0.06	0.06	0.01	0.08
листья березы	1.65	0.20	1.10	0.80	0.26	0.12	0.06	0.03	0.05
сучья	0.47	0.20	0.45	0.26	0.08	0.04	0.05	0.04	0.02
прочее *	0.60	0.21	0.60	0.35	0.06	0.09	0.05	0.03	0.02
Отмершие корни	0.21	0.09	0.19	0.05	0.05	0.02	0.01	0.01	0.01
Отмершие надземные части кустарничков	0.50	0.10	0.35	0.30	0.07	0.06	0.04	0.01	0.02
Отмершие корни кустарничков	0.49	0.20	0.17	0.40	0.04	0.07	0.01	0.01	0.09
Мхи, отмершая часть	0.96	0.98	0.25	0.53	0.05	0.07	0.10	0.01	0.03
Пробная площадь 21/67, кедровник кочкарно-болотно-разнотравный									
Древесный опад									
хвоя кедра, лиственницы и ели	0.90	0.13	0.65	0.40	0.18	0.13	0.07	0.02	0.16
листья березы	2.00	0.26	1.72	0.77	0.36	0.27	0.05	0.04	0.07
сучья	0.40	0.23	0.40	0.11	0.08	0.01	0.01	0.01	0.03
прочее *	0.60	0.30	0.70	0.30	0.09	0.10	0.06	0.05	0.03
Отмершие корни	0.48	0.05	0.52	0.19	0.25	0.06	0.06	0.01	0.02
Мхи, отмершая часть	1.30	0.75	1.00	1.52	0.10	0.17	0.08	0.07	0.03

Примечание. * Кора, кусочки древесины, шишки, семена и др.

ности примерно одинаково (древесный ярус — 38%, травяно-кустарничковый и моховой — по 31%). В сосняке вахтово-сфагновом на долю древесного опада приходится 71% химических элементов, на травяно-кустарничковый и моховой ярусы — соответственно 17 и 12%. В кедровнике на древесный ярус падает 38, на травы — 54 и мхи — 8%. Интересно, что травяной ярус в кедровнике возвращает в почву почти все, что потребляет.

Количество закрепляемых в ежегодном истинном приросте химических элементов таково: в евтрофном кедровнике — 0.6 ц/га, в мезотрофном со-

сняке — 0.4, в олиготрофном сосняке — 0.3 ц/га. В первых двух типах леса преобладающая часть элементов сосредоточена в приросте лесного компонента — древостоя (74 и 76%), в третьем типе леса — в болотных компонентах (69%).

Количество химических элементов, идущее на построение 1 кг общего прироста древостоя, составляет в евтрофных условиях — 29 г, в мезотрофных — 26 г, в олиготрофных — 17 г.

Выводы

Опираясь на приведенные материалы и литературные данные, попытаемся сравнить некоторые особенности лесо- и болотообразовательного процессов в болотных ландшафтах.

Фитомассу условно можно подразделить на 4 категории.

1) Опадающая часть деревьев, надземные части кустарничков и трав. После отмирания они довольно быстро разлагаются на поверхности почвы, почти не образуя торфа, и активно участвуют в биологическом круговороте вещества. 2) Стволы деревьев. Также отмирают над поверхностью почвы; имея большую массу, они не успевают разложиться и переходят в состав торфа; поскольку деревья долговечны, а зольность древесины незначительна, роль стволов и в торфонакоплении, и в биологическом круговороте относительно невелика. 3) Подземные части деревьев, кустарничков и трав. Отмирают в почве, разлагаются в незначительной степени и преобладающая часть их массы образует торф; слабо участвуют в круговороте. 4) Болотные мхи. В силу медленного роста и того, что у них растут верхушки стеблей и одновременно отмирают их нижние части, мхи почти целиком переходят в торф и в круговороте участвуют очень слабо.

У деревьев в отличие от болотных растений надземная часть намного превышает подземную. Это является одной из причин значительно большей активности биологического круговорота при лесообразовательном процессе по сравнению с болотообразовательным. Интенсивное поступление в почву с быстро минерализующимся древесным опадом зольных веществ (см. табл. 2) усиливает в ней микробиологическую деятельность и биохимические процессы, что приводит к повышению зольности и степени разложения торфа, а также снижает скорость торфонакопления. О том, что зольность и степень разложения торфов лесного подтипа выше, чем торфов топяного, свидетельствуют многочисленные данные, содержащиеся в обобщающих работах по торфоведению (Тюремнов, 1949; Классификация видов торфа. . ., 1951; Еркова, 1956, и др.). При лесообразовательном процессе происходит концентрация зольных веществ в самом верхнем, корнеобитаемом слое торфяной залежи. Видимо, накопление зольных элементов в поверхностном слое почвы свойственно не только болотным лесам, а лесам вообще как типу растительности (см., например, Пономарева, 1972).

Гигрофильные и гидрофильные сосудистые растения представлены в основном жизненными формами, у которых подземная часть преобладает над надземной, и мхами. Это одна из причин, определяющих замедление биологического круговорота при болотообразовательном процессе (в отличие от лесообразовательного), накопление торфа и рассредоточение зольных веществ в торфяной залежи.

Повышение трофности почвы и соответственно трофности фитоценозов в какой-то мере компенсирует избыточную влажность, ослабляет болотообразовательный процесс и усиливает лесообразовательный. На низинных болотных массивах в составе древостоев доминируют или принимают значительное участие кедр, береза и ель, более требовательные, чем олиготрофная сосна, к условиям минерального питания.

Разложение богатого зольными элементами опада этих древесных пород, а также отмерших надземных частей евтрофного разнотравья и является одной из причин, замедляющих торфонакопление. Этим, по-видимому, можно объяснить установленную нами ранее при маршрутных исследованиях закономерность (Глебов, 1970), заключающуюся в том, что при на-

личии жестких вод (например, в поймах) смена леса болотом идет медленно, а в присутствии мягких вод (например, лишайниковые боры на флювиогляциальных песках) — очень быстро. Критерием при сравнении степени выраженности лесо- и болотообразовательного процессов может служить, на наш взгляд, соотношение величин истинных годичных приростов фитомассы лесного и болотного компонентов и заключенных в этих приростах зольных веществ и азота. Согласно этому критерию, на наших пробных площадях в мезотрофных и евтрофных условиях (в сосняке вахтово-сфагновом и кедровнике кочкарно-болотно-разнотравном) господствует лесообразовательный процесс, а в олиготрофных условиях (в сосняке чернично-сфагновом), несмотря на такую же биомассу древостоя, — болотообразовательный.

Обращает на себя внимание очень небольшое количество питательных веществ, необходимое для обеспечения прироста древесины в олиготрофных условиях, вследствие чего и в этих условиях могут сформироваться древостои с большим запасом древесины.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в а А. Л., Л. И. С а в и ч - Л ю б и ц к а я, З. Н. С м и р н о в а. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Б а з и л е в и ч Н. И. (1967). Продуктивность и биологический круговорот в моховых болотах Южного Васюганья. Растит. ресурсы, 3, 4. — В а л у ц к и й В. И. (1971). Продуктивность кустарничково-травяного и мохового ярусов сообществ болотной растительности юго-восточного Васюганья. В сб.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. — Г л е б о в Ф. З. (1969). Болота и заболоченные леса лесной зоны енисейского левобережья. — Г л е б о в Ф. З. (1970). Некоторые черты природы болотных и заболоченных лесов. В сб.: Вопросы лесоведения, 1. — Г л е б о в Ф. З., С. Р. А л е к с а н д р о в а. (1973). Фитоценотическая характеристика, гидротермический режим и почвенная микрофлора некоторых типов болотных лесов Томского стационара в связи с микрорельефом. В сб.: Комплексная оценка болот и заболоченных лесов в связи с их мелиорацией. — Е р к о в а Ю. В. (1956). Виды торфа. В сб.: Торфяной фонд РСФСР. Сибирь и Дальний Восток. — З г у р о в с к а я Л. Н. (1963). Строение и рост корневых систем древесных растений на различных типах болот. В сб.: Заболоченные леса и болота Сибири. — К л а с с и ф и к а ц и я видов торфа и торфяных залежей. (1951). — К о щ е е в А. Л. (1955). Заболачивание вырубок и меры борьбы с ним. — К о щ е е в А. Л. (1962). Влияние корневых систем соснового древостоя на возобновление подроста под пологом и на вырубке по болоту. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 53. — М и т р о ф а н о в Д. П. (1973). Содержание макро- и микроэлементов в лесных фитоценозах средней тайги Сибири. В сб.: Исследование биологических ресурсов средней тайги Сибири. — М о л ч а н о в А. А., В. В. С м и р н о в. (1967). Методика изучения прироста древесных растений. — П о н о м а р е в а В. В. (1972). Условия водно-минерального питания растений, типы растительности и почвообразование. В сб.: География, генезис и плодородие почв. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1957). Развитие в СССР исследований по лесному болотоведению и лесоосушительной мелиорации. В сб.: Достижения науки в лесном хозяйстве СССР за 40 лет. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1960). Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах. Почвоведение, 6. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1963). Лесное болотоведение. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1966). Изучение болотных биогеоценозов. В сб.: Программа и методика биогеоценологических исследований. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1967а). Некоторые итоги стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в Западной Сибири. В сб.: Взаимоотношения леса и болота. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1967б). О продуктивности болот Западной Сибири. Растит. ресурсы, 3, 4. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1967в). Советское лесное болотоведение за 50 лет. В сб.: Достижения лесной науки за 50 лет. — П ь я в ч е н к о Н. И. (1970). Вопросы теории лесного болотоведения. В сб.: Вопросы лесоведения, 1. — П ь я в ч е н к о Н. И., Г. А. Е л и н а. (1973). Вопросы структуры и динамики болотных биогеоценозов. В сб.: Топологические аспекты изученности поведения вещества в геосистемах. — П ь я в ч е н к о Н. И., З. А. С и б и р е в а. (1962). Некоторые результаты стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в подзоне средней тайги. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 53. — Р о д и н Л. Е., Н. И. Б а з и л е в и ч. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Р о д и н Л. Е., Н. П. Р е м е з о в, Н. И. Б а з и л е в и ч. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — С а в и ч - Л ю б и ц к а я Л. И., З. Н. С м и р н о в а. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. — С о л о н е в и ч Н. Г. (1963). Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника. — С о л о н е в и ч Н. Г. (1971). К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ. Бот. ж., 56, 4. — Т ю р е м н о в С. Н. (1940).

Торфяные месторождения. — Т ю р е м н о в С. Н. (1949). Торфяные месторождения и их разведка. — Ф л о р а СССР. (1934—1964), I—XXX. — Ш а д р и н а Н. И. (1968). Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья. Лесоведение, 4. — Ш а д р и н а Н. И. (1969). Динамика питательных веществ в связи с гидрологическим режимом почв болотных лесов южнотаежного Зауралья. В сб.: Лесообразовательные процессы на Урале.

Институт леса и древесины, Красноярск.

Получено 10 II 1975.

УДК (285.3) : 581.524.4

Ф. Я. Левина

ЕЩЕ РАЗ О ТИПЕ БОЛОТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

F. Ya. LEVINA. ONCE MORE ON THE TYPE OF MIRE VEGETATION

В задачи нашей небольшой статьи не входит детальное обсуждение столь важных, остающихся по существу всегда новыми, вопросов, какими являются типология и классификация растительности и, в частности, болотной растительности. Этим вопросам посвящена обзорная статья М. С. Боч (1974). Мы приводим лишь некоторые материалы и соображения, касающиеся этих проблем в связи с обсуждением вопроса о специфике болотной флоры и растительности в статье Боч.

Боч подчеркивает значимость ландшафтного направления в изучении болот и указывает его сторонников. Она рассматривает взгляды Ю. Д. Цинзерлинга, согласно которым болото представляет конкретную ландшафтную единицу, растительность которой подразделяется на ряд типов, исходя из характера жизненных форм и их экологии. Далее автор уделяет внимание ландшафтно-геоморфологическим работам Е. А. Галкиной, в частности ее высказываниям о том, что при классификации болотных массивов растительность не является достаточно информативным признаком, ведущее значение имеет тип ложа, в котором развивается болото, а затем уже учитывается растительность. Этим направлениям противопоставляются работы Е. М. Брадис, согласно которым основное деление болотной растительности производится по эколого-фитоценотическим признакам.

Мы поддерживаем взгляды Брадис (1963, 1973), Н. Я. Каца (1974 и др.) и тех болотоведов, которые считают, что основное значение при изучении болот имеют растительность и торфяная залежь, а отнюдь не характеристика западины, в которой формируется торфяное болото. Здесь надо сказать, что в последние годы вопросы болотно-ландшафтные и тесно с ними сопряженные терминологические в какой-то мере заслонили важнейшее дело — изучение торфяных отложений в фитоценологическом и ботанико-географическом отношениях.

Боч подразделяет опубликованные у нас классификационные схемы болотной растительности на две группы. В одной из этих групп, к сторонникам которой Боч относит и себя, растительность болот рассматривается как состоящая из нескольких типов — это политипная группа. Ее примером служит классификация Ю. Д. Цинзерлинга (1938). В другой группе классификационных схем, — эколого-фитоценотической — болотная растительность объединяется в единый болотный тип. Главой сторонников это группы является Е. М. Брадис. Здесь следует привести слова И. Д. Богдановской-Гиенэф (1946а : 136) о том, что «нет единого типа болотной растительности».

В связи с этим высказыванием можно отметить следующее. В растительности любого типа (лесной, степной, болотной и т. д.), единого типа, в его абсолютно-генетическом понимании, видимо, нет на Земле. Флора каждого из названных типов в течение их эволюции претерпевала глубокие изменения как за счет пришлых элементов (из других типов) расти-

тельности, так и за счет исчезнувших из нее видов: в каждом типе растительности она приобретала в какой-то степени смешанный характер. Естественно, что эти изменения нашли свое отражение как во флоре, так и в болотной растительности, в ее растительных сообществах.

Здесь важно отметить высказывания Е. М. Лавренко (1959 : 61, 62) о генетическом единстве типов растительности. По его мнению, каждый из типов представляет «известное генетическое единство», выявляемое близостью родового состава доминант (в том числе и эдификаторов) большинства господствующих синузий, известным единством условий среды в течение более или менее длительного времени (в геологическом смысле), а также и единством хронологических рамок развития типа растительности.

Так, Лавренко отмечает несомненную генетическую общность типа растительности листопадных лесов Северной Америки, Дальнего Востока и Кавказско-Европейской ботанико-географической области, которую он усматривает в родовом составе их компонентов. Естественно это для одного из древнейших типов лесной растительности нашей планеты — листопадных лесов.

Здесь уместно привести высказывания В. В. Мазинга (1970 : 104). К числу наиболее стойких природных систем со сложными структурами в морфологическом и функциональном отношении он относит эволюционно наиболее продвинутые темнохвойные таежные леса и безлесные верховые (олиготрофные) болота. По нашему мнению, растительности этих болот свойственна известная степень (хотя и не абсолютного) генетического единства, выявляемого видами *Sphagnum*, что находит свое отражение в стратиграфии этих болот, в послойных отложениях сфагновых торфов. Конечно, «древность» болот, измеряемая голоценом, не вполне сопоставима с древностью третичных лесов. Надо думать, что в отличие от сфагновых олиготрофных болот на водоразделах растительность евтрофных болот в долинах рек и на заболоченных плаккатных территориях лишена элементов генетического единства.

В своей классификации болотной растительности Боч (1974) в основном исходит из схемы Цинзерлинга, представленной 9 типами. Перечислим их: 1) лесной, 2) кустарниковый, 3) травяной, 4) гидрофильно-моховой 5) кустарничковый, 6) лишайниковый, 7) печеночный, 8) микрофитный, 9) психрофильно-моховой. Названия типов лаконичны, представлены доминирующими экобиоморфами растений эдификаторов болотных сообществ. Боч полагает, что типы 6, 7 и 8, как редко встречающиеся и занимающие незначительные площади, являются несущественными; они в ее схеме отсутствуют. Однако, согласно Ю. Д. Цинзерлингу и И. Д. Богдановской-Гиенэф, эти типы играют далеко не последнюю роль в жизни болот. По их данным, а также по данным Е. М. Брадис, М. И. Нейштадта и других исследователей, они распространены в Евразии в широтном направлении: в Феноскандии, на Кольском полуострове, в Восточной Прибалтике, в Архангельской и Ленинградской областях, в Башкирии, в Сибири, на Камчатке. Богдановская-Гиенэф (1946а : 42) пишет, что на отмирающих болотах сфагновые мхи замещаются на микроповышениях ягелями, а в микропонижениях — печеночными мхами. Очевидна значимость этих типов—индикаторов, вскрывающих последние этапы в жизни болот. Нам кажутся они важными как в чисто познавательном, так и в практическом отношении.

В схеме Боч обращают на себя внимание пространные названия установленных ею 8 болотных типов, в которых не сразу можно выделить экобиоморфы растений — эдификаторов болотных сообществ. Не каждый из типов четко обособлен. Так, например (стр. 1098), тип 2 «„психрофильно-древесный“, представленный, как правило, древесно-моховыми и древесно-мохово-кустарничковыми сообществами, где характерной экобиоморфой являются психрофильные экоморфы деревьев (сосны, ели)», напоминает нам группу сосуществующих древесно-моховых и древесно-мохово-кустарничковых сообществ названных деревьев. Можно было бы назвать этот тип короче — психрофильно-древесный. Типы 6 и 7 могут быть объе-

динены в один кустарниковый. Что касается подробных названий типов, то они могли бы найти своё место в основном тексте работы.

В литературе широко распространены классификационные схемы, в которых тип болотной растительности подразделен на ряд основных формаций, либо на классы формаций, разбитые в свою очередь на группы формаций и отдельные формации. Мы согласны с Боч в том, что название типа болотной растительности в работах Е. М. Брадис («болото») неудачное, хотя в некоторых публикациях этот термин приравнен к типу болотной растительности (Карамышева, Рачковская, 1973 : 12, 23).

Боч (1974), касаясь вопроса о специфичности болотной флоры, в связи с изучением флоры болот Малого Полесья (Брадис, 1968) пишет: «Однако более детальный анализ свидетельствует, что флористического единства в болотной растительности нет. Например, при сравнении флористического состава ольховой топи и верхового сфагнового болота можно не обнаружить ни одного общего вида. Кроме того, флора болот вообще мало специфична. Так, по Трассу (1955), на эстонских низинных болотах только 16 видов являются облигатными гелофитами» (стр. 1097). Далее она пишет о том, что Богдановская-Гиенэф в своем труде «О происхождении флоры бореальных болот Евразии» (1946б : 426) отмечает только 9 облигатных видов сосудистых растений и ряд сфагновых мхов. Однако Боч не упоминает о второй ее статье (упомянутой выше), в которой Богдановская-Гиенэф (1946а : 39, 40), кроме указанных 9 видов, пишет еще о 15 евгелофитных видах, «встречающихся почти исключительно на болотах», а также о ряде сфагновых и дикрановых мхов, хотя виды их не приведены. Таким образом, в двух статьях Богдановской-Гиенэф насчитывается 24 вида облигатных гелофитов и евгелофитов, кроме ряда мхов. Боч указывает также для олиготрофных болот лесной зоны (по данным собственных исследований), видимо, для всего Советского Союза, из числа облигатных гелофитов только 1 вид — кассандру и 2 вида сфагнов (*Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*). В то же время она относит 4 типа болотной растительности из восьми, ею установленных (гигрофильно-древесный, гидрофильно-моховой, гидрофильно-травяной и гигрофильно-кустарниковый), к облигатным, т. е. к специфически болотным, а остальные 4 типа — к факультативным, значительно менее распространенным. Здесь имеется некоторое противоречие: с одной стороны, болотная флора характеризуется как малоспецифичная, а с другой — 4 типа, слагаемые представителями этой флоры, определяются как облигатные (стр. 1099). Следует сказать, что встречаются специфические типы растительности, не связанные с облигатными видами; однако специфичность растительности, характеризующейся облигатностью флоры, выражена наиболее ярко. Данные о большом количестве облигатных гелофитов, выявленных Е. М. Брадис (1968) на болоте «Малое Полесье» в УССР, Боч подвергает сомнению.

Для некоторых болот выявлено большее количество облигатных гелофитов, либо евгелофитов, а для других болот меньшее количество их; однако все приведенные данные, как нам кажется, свидетельствуют о явной специфичности болотной флоры, а тем самым и болотной растительности.[1] Так, Богдановская-Гиенэф (1946а : 36, 37, 39, 41) пишет, что из болотных лесов наиболее специфичны черноольшатники с мощной толщей ольхового торфа; она говорит о специфичности и гидрофильности моховой растительности болот, не вызывающей у нее никаких сомнений, о большей специфичности болотно-травяной растительности по сравнению с лесной болотной растительностью, о том, что болотно-травяная растительность отличается от луговой не менее резко, чем степная; ею же особо отмечаются евгелофиты, как виды, растущие почти исключительно на болотах.

Думается, что в последней трети нашего века вопросы о существовании болотной растительности как таковой (Брадис, 1968) и о специфичности

---

[1] Здесь надо подчеркнуть и такую специфическую особенность болотной растительности: в условиях постоянно-избыточного увлажнения и недостаточной аэрации она не подвергается процессам минерализации, а создает своими остатками особую геологическую породу — торф.

болотной флоры и растительности уже потеряли актуальность. Все сказанное выше, а также обильные данные исследований болот в нашей стране, их растительности и торфяной залежи позволяют считать, что эти вопросы уже не нуждаются в дискуссиях, что они решены в положительном смысле. Уместно напомнить здесь сказанное Брадис (1968 : 55): «признание одного или нескольких типов болотной растительности — вопрос второстепенный. Важным является признание специфичности типа или типов болотной растительности, какие можно объединить в группу типов». В этой связи непонятно, почему Боч в отдельном абзаце (стр. 1099) подчеркивает как весьма целесообразное предложение В. Д. Александровой (1971) об использовании понятия «группа типов болотной растительности». Еще Цинзерлинг (1938 : 370) писал о болотной растительности: «деление растительности на основные группы — типы растительности, каковых устанавливаем девять». Применяются группы и в классификационных схемах других типов растительности. Так, Л. Е. Родин пишет о «группе типов растительности сухих пустынь» (1963 : 144) и т. д.

Если вдуматься в сущность поднятого в статье Боч вопроса, касающегося типологии и классификации болотной растительности, то становится очевидным следующее важное обстоятельство. Выделение ряда типов растительности болот сторонниками политипной концепции и выделение классов и групп формаций сторонниками эколого-фитоценотической классификации производится в конечном счете наряду с другими признаками, по одному и тому же весьма существенному признаку — доминирующим экобиоморфам господствующих синузий болотных сообществ. Из этого вытекает сходство состава выделяемых ассоциаций растительности болотного массива при использовании принципов классификаций обоих направлений, вследствие чего в известной мере сглаживаются и различия между ними.

Автор этой статьи является в основном сторонником эколого-фитоценотической классификации, он не разделяет ни утверждений Богдановской-Гиенэф об отсутствии единого типа болотной растительности, ни взглядов Брадис о его наличии, допуская отступления от этих положений.

Вместе с тем мы считаем, что в рассматриваемой статье Боч (1974) нет основы для разработки нового направления в типологии и классификации болотной растительности. Составленная ею новая классификация болотных типов (о которой уже упоминалось) построена с некоторыми сокращениями в соответствии со схемой Цинзерлинга (1938), не потерявшей своего значения за прошедшие почти 40 лет.

В заключение следует отметить неточности, допущенные Боч при цитировании литературных источников. Говоря о болоте как о ландшафте и цитируя работу Р. И. Аболина (1914), Боч приводит следующую цитату: «. . .он считает болото эпитипом (т. е. ландшафтом), характеризующимся отложением торфа, избытком влаги. . .». Однако эта цитата не соответствует тексту работы Аболина (стр. 232). По-видимому, она взята из работы В. Н. Сукачева «Болота, их образование, развитие и свойства» (1926), вошедшую в сборник его избранных трудов (1973 : 100), в которой он дает интерпретацию этого труда Аболина. Ссылаясь на статью А. П. Ильинского «Высшие таксономические единицы в геоботанике», опубликованную в № 5 журнала «Советская ботаника» за 1935 г.,[2] Боч говорит о низинной и верховой болотной растительности. Однако в этой работе Ильинский, касаясь травяного типа (стр. 63), упоминает только низинные болота, о верховых же болотах он вообще не говорит. По-видимому, Боч имела в виду публикацию Ильинского «О растительности земного шара» (1937), в которой рассматриваются, в частности, типы низинных и верховых болот.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1914). Опыт эпигенологической классификации болот. Болотоведение, 3. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Богдановская-Гиенэф И. Д.

[2] М. С. Боч ошибочно указывает № 7 этого журнала и 1938 год ее публикации.

(1946а). О некоторых основных вопросах болотоведения. Бот. ж., 31. 2. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1946б). О происхождении флоры бореальных болот Евразии. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 2. — Боч М. С. (1974). О типе болотной растительности. Бот. ж., 59, 8. — Брадис Е. М. (1963). Принципы и основные единицы классификации болотной растительности. Уч. зап. Тартуск. гос. унив., 145, Тр. по бот., 7. — Брадис Е. М. (1968). Чи існує тип болотної рослинності? Укр. бот. ж., 25, 2. — Брадис Е. М. (1973). Про принципи типології болот СРСР. Укр. бот. ж., 30, 6. — Галкина Е. А. (1946). Болотные ландшафты и принципы их классификации. Сборник научных работ Ботанического института, выполненных в Ленинграде за 3 года Великой Отечественной войны (1941—1943).— Галкина Е. А. (1964). О геоморфологической классификации болот. В кн.: Болота и заболоченные земли Карелии. Уч. зап. Петрозаводск. унив., 12, 2. — Ильинский А. П. (1935). Высшие таксономические единицы в геоботанике. Сов. бот., 3, 5. — Ильинский А. П. (1937). Растительность земного шара (География растений, 3). — Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. — Кац Н. Я. (1974). О типологии и классификации торфяников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 1. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1. — Мазинг В. В. (1970). К вопросу эволюции биоценотических систем. Тр. МОИП, 38. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Сукачев В. Н. (1973). Избранные труды. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии, 2. — Трасс Х. Х. (1955). Флора и растительность низинных болот западной Эстонии. Автореф. дисс. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот СССР. Растительность СССР, 1.

Ленинград. Получено 21 X 1974.

УДК 581.543 : 581.143.28[581.142 : 581.144.2]582.736 : 581.524.1

Ю. В. Титов

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТА ГРУППЫ. I. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СКОРОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН И РОСТА ПЕРВИЧНОГО КОРЕШКА *VICIA SATIVA* L. ПРИ ОДИНОЧНОМ И ГРУППОВОМ ПРОИЗРАСТАНИИ

YU. V. TITOV. INVESTIGATION OF THE EFFECT OF THE GROUP. I. SEASONAL DYNAMICS OF SEED GERMINATION RATE AND RADICLE GROWTH IN *VICIA SATIVA* L. BEING GROWN INDIVIDUALLY AND IN GROUPS

В опытах с двумя сортовыми популяциями *Vicia sativa* L. показано, что в вегетационный период скорость прорастания семян и рост первичного корешка у одиночно произрастающих растений (ОР) и в группах (ГР) изменяются неодинаково. Так, суточный прирост корешков у ОР возрастает от весны к осени, а в ГР колеблется около среднего стационарного уровня (рис. 4). Периодическое торможение и активация роста корешков в ГР обусловлены изменениями в течение года характера ритмики роста первичного корешка у среднестатистического проростка вики. В одни периоды года (А) рост корешков непрерывно увеличивается, в другие (Б) — меняется, колеблясь около среднего уровня с периодом в несколько часов (рис. 6). В периоды А в группах проростков наступает фаза активации, в периоды Б — фаза торможения роста корешков. Обсуждается возможное значение ионных и электрических взаимодействий корешков в ГР в периоды с различной ритмикой роста первичного корешка вики.

Изучение внутривидовых отношений у растений имеет длинную историю. Примером классического экспериментального подхода к решению этой проблемы могут служить исследования по влиянию плотности посевов на рост и развитие особей (Clements и др., 1929; Сукачев, 1941, 1953; Харпер, 1964, и др.).

Подобные исследования в сущности проводятся на субпопуляционном уровне и сводятся к изучению эффекта группы. Этот термин предложен зоологами и часто употребляется ими в работах, посвященных исследованию внутрипопуляционных отношений. И. И. Шмальгаузен (1946) рассматривал отношения внутри группы («внутригрупповое соревнование») как элементарное проявление борьбы за существование в живом мире. Недавно А. С. Коников (1973) определил эффект группы как особый ме-

ханизм, действующий в качестве дистантного регулятора жизнедеятельности особей в группе.

Чтобы разобраться в сущности этого механизма, недостаточно исследовать только группы организмов, чем бы они не отличались — генотипическим и фенотипическим составом, плотностью особей, возрастом и т. п. Нужны также сравнительные исследования отдельных изолированных особей и простейших надорганизменных систем, у которых проявляется эффект группы. Сравнительный анализ реактивных свойств изолированных особей и особей в группах при действии внешних раздражителей, анализ развития тех и других во времени существенно продвинули бы нас в поисках новых подходов к исследованию механизмов внутрипопуляционных отношений.

В настоящем сообщении изложены результаты двухлетних опытов с *Vicia sativa* L., цель которых состояла в сравнительном изучении скорости прорастания семян и роста первичного корешка у растений, выращиваемых периодически в течение года в группах и изолированно друг от друга. Исследования эффекта группы у растений на начальных стадиях онтогенеза во временно́м аспекте представляют интерес потому, что в популяциях многих растений зачатки вегетативного и семенного происхождения возникают неоднократно в течение вегетационного сезона и, следовательно, в разное время вступают во взаимодействие с окружающими растениями. От сроков возникновения и развития зачатков зависят продолжительность жизни, устойчивость и конкурентная способность развивающихся из них побегов и особей (Работнов, 1950; Смелов, 1966; Джалилова, 1973).

Материал и метод

В опытах были использованы семена *Vicia sativa* L. сорта Ахалкалакская местная, репродукции Тамбовской обл. урожая 1970 г. и сорта Льговская урожая 1971 г.[1] Семена проращивали при комнатной температуре в чашках Петри на фильтровальной бумаге, влажность которой поддерживали на постоянном уровне. Изолированные друг от друга семена проращивали в чашках, которые были разделены с помощью парафина на 4 сектора. Таким образом, в каждой чашке выращивали 4 изолированных семени. Чашки помещали на рассеянном свете и покрывали двойным слоем фильтровальной бумаги. Опыты закладывали вечером в одно и то же время (около 22 час.), наблюдения за прорастанием семян проводили через каждые 4 часа. Максимальные колебания температуры в опытах составили в 1971 г. 6° (17—23), в 1972 г. — 8° (17—25). При этом менялась общая продолжительность прорастания семян (от 36 до 52 час.), но соотношение скоростей прорастания в различных вариантах, характерное для каждого временно́го интервала года, сохранялось. Во всех опытах всхожесть семян была высокой (90—100%) и сезонные колебания ее были незначительными. Через 60 час. после замачивания семян измеряли длину корешков. Затем проростки, полученные при групповом проращивании семян, помещали для измерения роста в специальные калиброванные обоймы, состоящие из двух пластинок органического стекла с зазором в 0.6 мм. Три обоймы, помещенные в кювету из органического стекла, составляли одну повторность в групповом варианте. Проростки, полученные при изолированном проращивании, помещали в изолированные друг от друга устройства в пробирках (рис. 1). Кюветы и пробирки заполняли водопроводной водой и проростки выращивали в темноте при температуре $24 \pm 1°$ [2] в течение 24—36 час. до появления зачатков боковых корешков. Регистрацию прироста первичных корешков в каждом опыте проводили через 4 часа с точностью до 0.5 мм в течение 10 мин. при слабом рассеянном свете.

---

[1] Семена были получены в отделе зернобобовых культур Всесоюзного института растениеводства.

[2] Температура поддерживалась в указанных пределах с помощью ультратермостата U-10.

В опытах с семенами численность групп составляла 30—100 экземпляров, в опытах с проростками — 27 экземпляров. Повторность в групповом варианте в опытах с семенами 5-кратная, с проростками 2-кратная, в варианте с изолированными особями использовали соответственно 40—50 семян и 12—18 проростков. Семена проращивали главным образом для

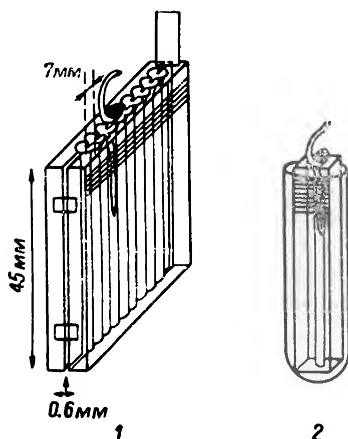


Рис. 1. Устройства для выращивания и измерения роста корешков проростков.

1 — обойма на 9 проростков, 2 — устройство для выращивания изолированных проростков в пробирке. Показана часть штриховки по органическому стеклу через 1 мм.

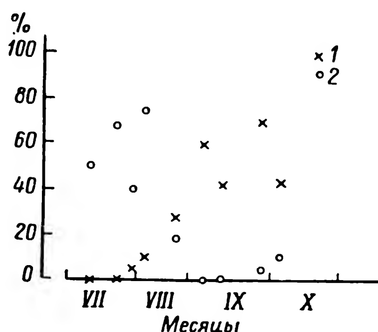


Рис. 2. Количество семян (%) *Vicia sativa* L. сорта Ахалкалакская местная, проросших за 24 часа, 1971 г.

1 — изолированные семена, 2 — группы семян.

получения проростков, поэтому количество изолированных семян в опытах оказалось недостаточным для статистической обработки данных по скорости их прорастания. В работе по этому показателю приводятся средние значения для вариантов каждого опыта. Результаты опытов с проростками обрабатывались статистически на ЭВМ. Показатель точности ($m/M \cdot 100\%$) в опытах с проростками составил в группах 3—7%, при изолированном произрастании 5—13%.

Результаты исследований

Прорастание семян (0—24, 36 час.). В опытах с семенами вики сорта Ахалкалакская местная, проведенных в 1971 г., обнаружено, что скорость прорастания семян, размещенных изолированно друг от друга и в группах, меняется неодинаково. Так, в июле и начале августа изолированные семена прорастали медленнее, а с середины августа до октября быстрее, чем в группах (рис. 2).

В опытах с викой сорта Льговская, которые проводили с января по октябрь 1972 г., изолированные семена прорастали быстрее, чем в группах в январе—мае и в августе—октябре. При этом характер изменений скорости прорастания семян при изолированном и групповом размещениях был одинаков: с января до июня скорость возрастала, а осенью падала. В летние месяцы отмечены колебания скорости прорастания семян, противоположные по фазе в разных вариантах. Минимальная скорость прорастания семян, вероятно, приходится на конец и самое начало года. В этот период, по-видимому, нет существенных различий в скорости прорастания изолированных семян и в группах, так как еще в январе с началом увеличения скорости прорастания различия между вариантами в опытах были незначительными (см. таблицу).

Хотя результаты опытов с семенами не обрабатывались статистически, различия в прорастании семян по вариантам в отдельные периоды были настолько значительны (особенно через 20—28 час. от начала их зама-

Скорость прорастания семян (в процентах проросших семян за 36 часов) *Vicia sativa* L. сорта Льговская (в 1972 г.)

Вариант	20 I	9 II	7 III	23 III	24 IV	24 V	6 VI	20 VI	14 VII	2 VIII	20 VIII	16 IX	23 IX	15 X
Семена, изолированные друг от друга	20	51	72	78	83	90	75	90	60	84	78	86	63	58
Семена в группах	14	39	44	55	60	72	90	75	96	64	60	52	56	42

чивания), что они, видимо, дают основание сделать следующее заключение. Эффект группы при прорастании семян проявляется в отдельные периоды года в фазовом смещении колебаний скорости прорастания в группах относительно изолированных семян, а в остальное время года — в снижении скорости прорастания семян (рис. 2, таблица).

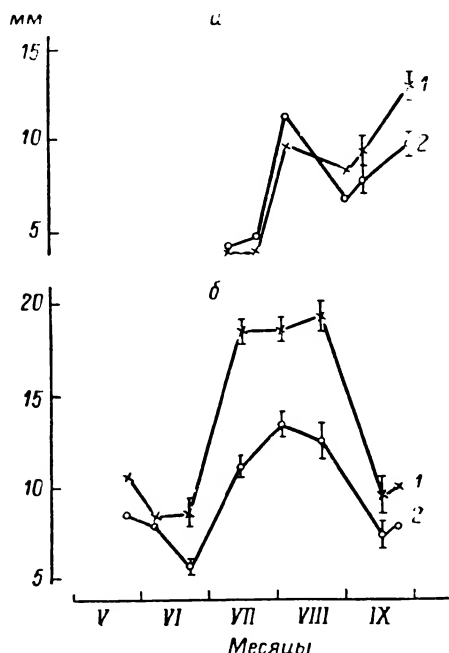


Рис. 3. Длина корешков (мм) проростков *Vicia sativa* L. через 60 час. после замачивания семян.

а — сорт Ахалкалакская местная, 1971 г.; *б* — сорт Льговская, 1972 г.; *1* — изолированные проростки, *2* — группы проростков.

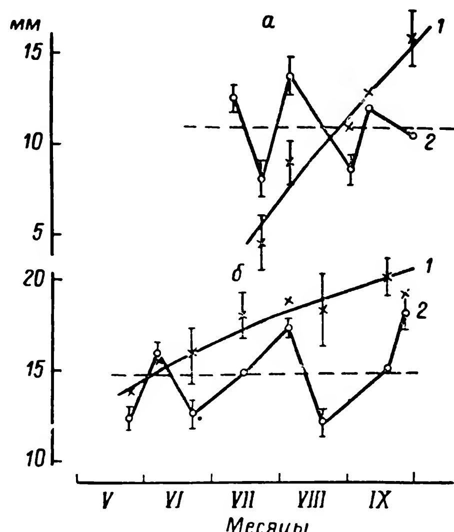


Рис. 4. Суточный прирост (мм) корешков проростков *Vicia sativa* L. в период с 60 до 84 час. после замачивания семян.

Штриховые линии — средние значения прироста для групп проростков. Обозначения те же, что и на рис 3.

Рост первичного корешка (36—84 час.). Через 60 час. после замачивания семян измеряли длину корешков проростков. Длина, а следовательно, и рост корешков в чашках Петри у изолированных проростков и в группах в течение всего периода наблюдений как в 1971 г., так и в 1972 г. изменялись сходным образом. При этом в опытах с сортом Льговская скорость роста корешков в группах была ниже, чем у изолированных проростков (особенно во второй половине лета), а в опытах с сортом Ахалкалакская местная достоверные различия по вариантам были получены только в конце периода наблюдений (рис. 3).

Характер сезонных изменений роста корешков после помещения проростков в устройства (рис. 1) в период с 60 до 84 час. после замачивания семян существенно отличался от характера изменений скорости прорастания семян и роста корешков в чашках Петри. Полученные резуль-

таты показывают, что суточный прирост корешков изолированных проростков вики возрастал в течение лета и в начале осени, а в группе проростков колебался около среднего стационарного значения (рис. 4).

В опытах с викой сорта Льговская, охвативших более продолжительный период года (см. таблицу), в большинстве случаев определяли сырой вес корешков проростков через 84 часа от начала замачивания семян. У изолированных проростков вес корешков возрастал с января (17.1 мг) до конца сентября (26.4 мг), а в октябре снова снизился до 20.6 мг. Вес корешков проростков в группах возрастал с января (16.4 мг) до апреля (21.5 мг), в период с мая до октября колебался от 20.5 до 25.3 мг, а в октябре составил 18.7 мг. Эти данные и материалы, приведенные на рис. 4, свидетельствуют о том, что интенсивность ростовых процессов в корешках проростков вики в возрасте до 3.5 суток в течение года подвержена колебаниям; причем у изолированных проростков сорта Льговская за год проходит один цикл с максимумом в сентябре и минимумом, вероятно, в конце года, а у проростков в группе на фоне такого же годичного цикла в период, соответствующий вегетации растений в природе, возникают циклы с коротким периодом и амплитудой ниже, чем в общем годичном цикле.

Использованные в опытах сорта вики существенно различаются по интенсивности роста, продуктивности зеленой массы, срокам и продолжительности фенофаз, окраске семян и ряду других морфологических, функциональных и биохимических признаков (Каталог мировой коллекции ВИР, 1970). Из приведенных данных видно, что уже на начальных стадиях онтогенеза проявляются четкие различия между сортами — как в скорости роста корешков, так и в характере сезонной ритмики ростовых процессов на обеих изученных стадиях. Вместе с тем для обоих сортов можно сделать следующий вывод: интенсивность ростовых процессов при прохождении первых двух стадий в онтогенезе вики (прорастания семян и первичного корешка) характеризуется в течение года колебательным режимом, частота и амплитуда которого зависят от взаимодействия с другими особями группы.

Обсуждение

Сравнивая сезонный ход изменений скорости прорастания семян и роста первичных корешков у проростков, можно заметить, что он неодинаков для изученных начальных стадий в онтогенезе вики. Можно предположить, что характер сезонных изменений при прохождении каждой стадии или запрограммирован в генотипе растений вики, или отражает их неодинаковую реакцию в каждой стадии на изменяющиеся в течение года геофизические факторы, так как условия проведения опытов (температура, освещение, солевой состав среды) были близкими или постоянными.

Интересно, что в течение одной стадии развития растений вики — стадии первичного корешка, продолжающейся в наших опытах около двух суток, характер сезонных изменений прироста в первые сутки, когда проростки находятся в чашках Петри (рис. 3), заметно отличается от такового за вторые сутки после помещения проростков в специальные устройства (рис. 4). Возможно, эти различия обусловлены изменениями ростовых процессов в корешках по мере прохождения растениями этой стадии. Различия в скорости роста корешков у проростков в чашках Петри в отдельные периоды года могли быть вызваны также колебаниями температуры воздуха в лаборатории. Так, в июле—августе 1972 г. температура днем достигала 25° и суточные колебания ее были незначительными. В этот период суточный прирост корешков у изолированных проростков в чашках и в устройствах имел близкие значения. Во второй половине сентября с понижением температуры воздуха прирост корешков в чашках стал ниже, чем у проростков в устройствах, где температура во всех опытах поддерживалась на одном уровне (рис. 3, *б* и 4, *б*). Что же касается

групповых вариантов, то наблюдающиеся здесь различия в сезонном ходе колебаний прироста корешков в чашках Петри и устройствах вызваны, вероятнее всего, неодинаковым расположением корешков относительно друг друга в одном и другом случаях. В чашках Петри корешки проростков дезориентированы относительно друг друга, рост их идет в направлении перпендикулярном, а иногда противоположном направлению гравитационного поля. В устройствах направления апикального роста корешков у отдельных особей ориентированы параллельно друг другу и гравитационному полю Земли. В последнем случае взаимодействия между корешками осуществляются безусловно более эффективно, чем в чашках Петри. Этим, видимо, можно объяснить четкое проявление эффекта группы во временнóм аспекте в опытах с проростками в период с 60 до 84 час. от начала замачивания семян.

Эффект группы обнаруживается у растений вики в той или иной степени на обеих изученных стадиях (прорастания семян и первичного корешка) и проявляется прежде всего в изменении режима колебаний интенсивности ростовых процессов в течение года в группах растений относительно изолированных растений. Эффект группы зависит от интенсивности ростовых процессов, и поэтому степень его проявления меняется в течение года. Осенью и зимой, когда ростовые процессы заторможены, эффект проявляется незначительно или совсем отсутствует, а в период интенсивного роста, соответствующий периоду вегетации растений в природе, эффект проявляется особенно заметно.

Эффект группы — результат взаимодействия особей, поэтому в настоящей работе он особенно четко проявляется в опытах с проростками в конце стадии первичного корешка, когда у растений сформирован этот орган активного обмена со средой и условия для взаимодействия между особями благоприятны. Следует особо подчеркнуть, что в этих опытах эффект группы проявляется не только в торможении роста, но и в периодической смене торможения активацией ростовых процессов в корешках с мая по октябрь. Если эффект группы определять только по торможению ростовых процессов, то его можно просто не обнаружить в отдельные периоды, хотя несомненно во всех опытах в группах проростков между корешками осуществляется взаимодействие. Эффект группы следует рассматривать как временнóй процесс, имеющий колебательную природу, а торможение является лишь фазой этого процесса.

Рассмотрим подробнее особенности роста корешков в период с 60 до 84 час. после замачивания семян в разных вариантах опытов и в различное время года.

Во всех опытах с изолированными проростками не обнаружена зависимость величины суточного прироста корешков у отдельных особей от длины корешков в начале опыта. В периоды максимального суточного прироста корешков в группах проростков также не обнаружена связь между приростом и исходной длиной корешков у отдельных особей. В периоды минимального прироста эта зависимость проявляется хорошо у обоих сортов вики (рис. 5). Отношения между коэффициентами варьирования длины корешков в начале и конце опыта у изолированных проростков в разные сроки изменялись от 1.8 до 2.2. В опытах, которые в качестве примера приведены на рис. 5, были получены такие отношения коэффициентов варьирования начальной и конечной длины корешков: в периоды максимального суточного прироста — 5 VIII 1971 — 2.2, 3 VIII 1972 — 1.9, в периоды минимального прироста — 22 VII 1971 — 1.0, 21 VI 1972 — 1.3. Следовательно, у изолированных проростков и в группах в периоды максимального суточного прироста к концу опытов наблюдается снижение различий в длине корешков между отдельными особями, а в периоды минимального прироста в группах первоначальные различия в длине корешков уменьшаются незначительно. Коэффициенты варьирования величины суточного прироста у изолированных проростков и в группах в периоды максимального прироста имели близкие значения, но они были в 1.3—2 раза ниже, чем в группах проростков в пе-

риоды минимального прироста корешков. Средние квадратические отклонения (σ) прироста корешков в группах в оба периода имели близкие значения — около 3.2.

Анализ хода роста корешков в течение суток у проростков вики сорта Льговская показал следующее. В первые 8 час. после помещения проростков в обоймы в большинстве случаев происходило усиление роста корешков. Затем, в периоды максимального суточного прироста, в группах прирост корешков за каждые 4 часа возрастал в течение опыта с 1.0—1.5 до 4 мм, а в периоды минимального прироста — колебался около среднего уровня — 2 мм за 4 часа. Во всех опытах скорость роста корешков у изолированных проростков и в группах изменялась синхронно в течение суток. В качестве примера на рис. 6 приведены изменения прироста корешков проростков в четырех опытах, два из которых рассмотрены выше.

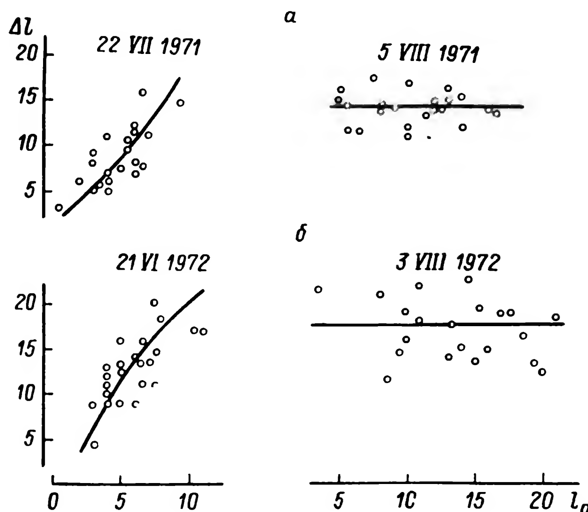


Рис. 5. Зависимость величины суточного прироста (Δl, мм) от начальной (l_0, мм) длины корешков в группах проростков *Vicia sativa* L.

а — сорт Ахалкалакская местная, *б* — сорт Льговская. *Слева* — в периоды минимального, *справа* — в периоды максимального суточного прироста корешков.

Таким образом, изолированные особи и особи в группах в периоды максимального суточного прироста при близких величинах среднего прироста за сутки характеризуются сходными особенностями роста корешков. В эти периоды увеличивающийся рост корешков не зависит от начальной длины их перед включением в опыт и коэффициенты варьирования суточного прироста корешков в группах имеют невысокие значения. В периоды минимального суточного прироста в группах интенсивность ростовых процессов в корешках в течение суток меняется, колеблясь около среднего уровня, а прирост за сутки у отдельных особей пропорционален начальной длине их корешков.

Указанные различия в особенностях роста корешков у изолированных проростков и в группах в периоды их минимального прироста сохраняются и в том случае, когда величина суточного прироста в группах выше, чем у изолированных проростков. Так, 22 VII 1971 прирост корешков в группах был выше, чем у изолированных проростков (рис. 4, *а*), но особенности роста корешков в группах оставались типичными для периодов минимального прироста (рис. 5, *а*). Следовательно, эффект группы можно рассматривать как процесс, возникающий в результате взаимодействия особей и имеющий колебательную природу, в котором можно выделить две фазы: фазу активации роста, соответствующую периодам

максимального суточного прироста, и фазу торможения роста, соответствующую периодам минимального прироста корешков.

Если в фазу торможения ввести изолированные проростки в группы, то уже через 4—8 час. наблюдается синхронизация их роста с ростом корешков, рассчитанным для всей группы (рис. 6). Анализ рядов распределения особей в группах по категориям величины суточного прироста корешков показывает, что в фазе торможения роста увеличивается количество особей с минимальным и главным образом со средним значением этого показателя за счет особей с высоким приростом корешков (рис. 7). Эти данные позволяют предположить, что в фазе торможения роста в группах происходит синхронизация ростовых процессов у большинства особей, которая приводит к снижению среднего прироста корешков за сутки в группе.

Из теории колебательных систем известно, что нелинейные колебательные системы (например, биологические с движениями типа релаксационных колебаний) стремятся войти в режим единственного и вполне определенного колебательного движения. При этом обретается устойчивость колебаний и всей системы. Если частоты колебаний в такой системе становятся одинаковыми, то амплитуда каждого отдельного колебания не может быть произвольной (Лефшец, 1958). Показано, что синхронизация по фазе в биологических системах приводит к снижению амплитуды отдельных колебаний (Ашоф, 1964). Наши наблюдения показали, что низкая амплитуда колебаний ростовых процессов у проростков связана с замедленным ростом корешков.

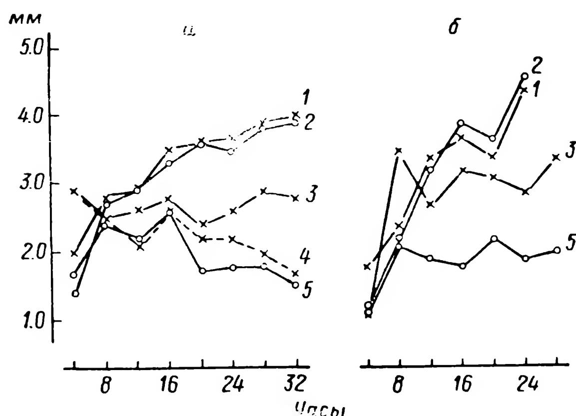


Рис. 6. Динамика прироста корешков (мм) проростков *Vicia sativa* L., сорта Льговская. Интервал регистрации прироста 4 часа.

а — опыт 3 VIII 1972 (*1*, *2*), опыт 21 VI 1972 (*3*—*5*); *б* — опыт 24 IX 1972 (*1*, *2*), опыт 21 VIII 1972 (*3*, *5*). *1*, *3* — изолированные проростки; *2*, *5* — группы проростков; *4* — прирост у изолированных проростков, введенных в группу в соотношении 1 : 2.

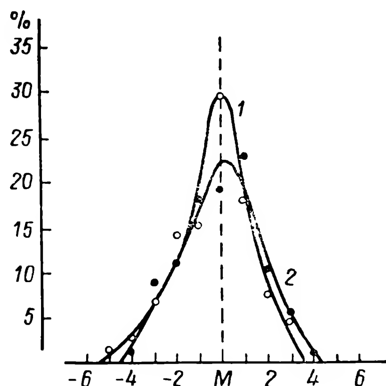


Рис. 7. Распределение проростков (%) в группах по относительным категориям суточного прироста корешков при $M=0$. Сорт Льговская, 1972 г.

Среднее для всех периодов суточного прироста корешков: *1* — минимального, *2* — максимального.

Явление синхронизации физиологических процессов у особей в одновидовых группах растений уже наблюдали неоднократно. Отмечена синхронизация импульсных ритмов поглощения калия корнями в группах проростков хвойных (Гладунов, 1966), процессов прорастания и ритмов генерируемых семенами биопотенциалов в группах прорастающих семян кукурузы (Прохоров и др., 1968), ритмов биопотенциалов корневых шеек в группах одновозрастных саженцев кедра (Коловский, 1972).

В основе синхронизации ростовых процессов в корешках проростков вики могут лежать взаимодействия электрических полей, генерируемых корешками, существование которых у проростков бобовых убедительно доказано Скоттом. Он показал, что флуктуации напряженности и кон-

фигурация электрических полей в зоне корешка обусловлены ростовыми процессами и имеют важное значение в ритмических процессах ионного обмена корня со средой (Scott, Martin, 1962). Показано также, что катионы К, Са, Na и другие обладают поляризующим действием на корни и, следовательно, влияют на ростовые процессы в корне (Лялин, Смирнова, 1968; Ктиторова, 1970). В последнее время электрические и ионные взаимодействия в ризосфере рассматривают как один из возможных механизмов взаимодействия корней у растений (Коловский, 1968).

Вероятно, отсутствие эффекта группы в сезонном аспекте у проростков вики в чашках Петри (рис. 3) можно объяснить тем, что корешки их ориентированы беспорядочно, часто в направлениях, противоположных друг другу, поэтому эффективное взаимодействие полей, генерируемых участками корешков вблизи их окончаний, у большинства проростков не происходит. В обоймах (рис. 1) электрические и ионные взаимодействия между корешками могут осуществляться беспрепятственно, а в пределах всей кюветы возможен свободный ионный обмен между проростками.

На основе изложенного полученные нами данные по сезонной динамике роста первичного корешка у вики и проявление эффекта группы, вероятно, можно объяснить следующим образом. В течение года у статистически среднего проростка вики меняется характер ростовых процессов в первичном корешке. В одних случаях интенсивность роста корешка с момента его появления до образования зачатков боковых корешков увеличивается по логарифмической кривой, в других — меняется, колеблясь около среднего стационарного уровня с периодом в несколько часов.[3]

Причина этого явления не ясна. Можно предположить, что флюктуации в течение года митотической активности в корешках запрограммированы в генотипе растений вики или вызываются действием каких-то внешних факторов, не контролируемых в опытах.

Если проростки объединить в группы, то в периоды максимального суточного прироста корешков у большинства проростков независимо от их генотипических различий характер ростовых процессов оказывается сходным. По-видимому, колебания электрических полей и ритмы ионного обмена со средой у большинства проростков также синхронны. В результате этого у большинства особей взаимное подавление ростовых процессов не происходит и эффект группы проявляется в наступлении фазы активации роста.

В периоды минимального суточного прироста интенсивность роста корешков у проростков определяется их генотипическими особенностями. При этом колебания интенсивности роста в течение суток у большинства особей в группах происходят асинхронно. Вероятно, ритмы изменения электрических полей и процессов ионного обмена со средой у разных особей также оказываются сдвинутыми по фазе относительно друг друга. В результате происходит взаимное подавление ростовых процессов и наступает синхронизация ритмов роста корешков посредством наведения, «навязывания» отдельным особям ритмов, свойственных особям со средней интенсивностью ростовых процессов. В ходе опыта возрастает относительное количество средних по этому показателю особей в группе главным образом за счет особей с высокой интенсивностью ростовых процессов. В эти периоды отчетливо проявляется фаза торможения роста в динамике эффекта группы.

Таким образом, периодические изменения характера взаимоотношений в группах проростков в течение вегетационного сезона, ведущие к активации или торможению роста корешков, обусловлены изменением в течение суток ритмики ростовых процессов в корешке статистически среднего проростка вики.

---

[3] Не исключено, что при сокращении периода и увеличении точности регистрации прироста можно будет обнаружить более частые его колебания.

Эффект группы, по-видимому, является результатом взаимодействия особей через ритмические процессы их материально-энергетического обмена со средой, и его следует рассматривать как явление статистического порядка. Можно ожидать, что проявление эффекта группы во времени будет отличаться у разных сортов и генетически чистых линий посевной вики, так как ритмика ростовых процессов, по-видимому, в значительной степени определяется генетическими особенностями растений.

В наших опытах торможение роста корешков в группах проростков наблюдалось периодически в течение года. Интересно, что синхронные ритмы биопотенциалов корней в группах саженцев кедра возникают также периодически в течение вегетационного сезона (Коловский, 1972). Эти данные свидетельствуют о том, что в непрерывном процессе взаимодействия особей в одновидовых группах возникают периоды, в течение которых меняются не только интенсивность, но и характер взаимодействия между особями.

Полученные данные подтверждают ранее выдвинутую гипотезу (Титов, 1967, 1972) о том, что состояние особи в группе может зависеть от того, насколько ее собственные временные характеристики (ритмы физиологических процессов, роста и развития) соответствуют таковым у большинства взаимодействующих особей в группе.

ЛИТЕРАТУРА

Ашоф Ю. (1964). Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов. В кн.: Биологические часы, М. — Гладунов И. М. (1966). Некоторые особенности поглощения натрия и калия корнями проростков хвойных. Автореф. дисс. — Джалилова А. О. (1973). О нарастании, отмирании и разложении растительной массы злаков. Бот. ж., 58, 4. — Каталог мировой коллекции ВИР. (1970). 63. Составитель Л. В. Леокене. — Коловский Р. А. (1968). К вопросу о механизме корневой конкуренции. Лесоведение, 1. — Коловский Р. А. (1972). Биоэлектрические потенциалы покоя древесных растений. Автореф. дисс. — Коников А. С. (1973). Значение трофических связей в формировании популяционной структуры вида у некоторых хвое-листогрызущих насекомых. Тезисы докл. совещ.: Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии, 3, М. — Кторова И. Н. (1970). Биоэлектрические потенциалы корня и корневого волоска и зависимость их от ионного состава среды. Автореф. дисс. — Лефшец С. (1958). Линейные и нелинейные колебания. В кн.: Современная математика для инженеров. М. — Лялин О. О., И. Н. Смирнова. (1968). Сравнительное изучение действия одновалентных катионов на биоэлектрический потенциал корня растений. Тр. МОИП, 28. — Прохоров М. М., Л. К. Чернова, С. Н. Маслоброд, В. Ф. Киселев, Л. П. Пожарская. (1968). Изменение поверхностных потенциалов в одновидовых группах совместно произрастающих семян некоторых растений. Электронная обработка материалов, 6. — Работнов Т. А. (1950.) Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Смелов С. П. (1966). Теоретические основы луговодства. — Сукачев В. Н. (1941). О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — Сукачев В. Н. (1953). О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Сообщ. Инст. леса, 1. — Титов Ю. В. (1967). О некоторых подходах к изучению конкуренции растений в фитоценозах. Сообщения по анатомии и физиологии древ. растений. Изд. ЛТА, Л. — Титов Ю. В. (1972). Вопросы экспериментального моделирования популяционных систем. Тез. докл. совещ.: Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ. Л. — Харпер Дж. (1964). О некоторых подходах к изучению конкуренции растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М. — Шмальгаузен И. И. (1946). Факторы эволюции. — Clements T. E., J. E. Weaver, H. C. Hanson. (1929). Plant competition. — Scott B. J. H., D. W. Martin. (1962). Bioelectric fields of bean roots and their relation to salt accumulation. Austral. J. Biol. Sci., 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 2 IX 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(47)

Флора европейской части СССР, т. I. Плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные. Под ред. Ан. А. Федорова. Изд. «Наука», Ленингр. отд., 1974 : 1—404 (в переплете)

M. I. K O T O V. (A REVIEW). FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R. VOL. I. *LYCOPODIOPHYTA, EQUISETOPHYTA, POLYPODIOPHYTA, PINOPHYTA, MAGNOLIOPHYTA.* 1974

Появление в свет 1-го тома 11-томной «Флоры европейской части СССР» — большое событие в жизни ботаников. Это очень ценная и нужная книга. В этом томе опубликованы обработки А. Е. Боброва — *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta* и *Polypodiophyta*, Е. Г. Боброва — *Pinophyta* (*Gymnospermae*) и Н. Н. Цвелева — сем. *Poaceae* (*Gramineae*).

Ан. А. Федоров написал: Введение (система и номенклатура высших таксонов. Обзор системы — Synopsis systematicis. О номенклатуре родов, подродов и секций. Номенклатура видов и подвидов. Типификация таксонов. О концепции вида. Границы «Флоры» и районирование. О конструкции определительных ключей, описаний таксонов различного ранга, терминологии, рисунках и пр. О культурных растениях). Он же составил списки главнейшей флористической литературы по европейской части СССР и вспомогательной флористической литературы, а также ключ для определения семейств. В книге помещены портреты И. Ф. Шмальгаузена, Б. А. Федченко, В. И. Талиева, С. С. Станкова — первых авторов «Флор» и определителей растений указанной территории. Том иллюстрирован 28 таблицами рисунков растений. Редакторами тома являются Н. Н. Цвелев и С. К. Черепанов. Ответственный редактор всего 11-томного издания — Ан. А. Федоров, секретарь — С. С. Иконников.

Недавно вышел капитальный труд С. К. Черепанова «Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» (Л., 1973), в котором дополнен видовой состав флоры СССР, исправлены многие допущенные ранее ошибки в номенклатуре растений и проведена очень большая работа по установлению приоритетных латинских названий. В рецензируемой «Флоре» эта работа продолжена для территории европейской части СССР. Но здесь читатель сразу сталкивается с принципиальным вопросом — что считать видом, а что подвидом?

На стр. 19 в разделе «О концепции вида» Ан. А. Федоров пытается дать ответ на этот вопрос. Он признает географические расы двух категорий: расы, не связанные переходными формами, он рассматривает как виды, а расы, имеющие переходные формы, — как подвиды (subspecies). Ранг вида придается также формам, замещающим одна другую не только географически, но и экологически, лишь бы их признаки были достаточно резкими и константными. Экологически замещающие формы, связанные переходами, рассматриваются в подвидовом ранге. Ан. А. Федоров при этом отмечает, что «не все авторы настоящей „Флоры европейской части СССР“ согласны применять подвидовой ранг в своих обработках тех или иных родов и семейств. Да это и неизбежно, так как вся составительная работа построена на коллективных началах, без всякого принуждения. Но редакция уверена, что пользующийся книгой оценит на практике преимущества введения в иерархию таксонов подвидового ранга».

Обращает на себя внимание также то, что всем подвидам даны приоритетные латинские названия. Они имеют также русские двойные названия (родовое и видовое), свои типы и ареалы. Так, например, на стр. 151 у вида *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. — житняка гребенчатого (тип.: Сибирь) имеются подвиды: a) subsp. *cristatum*. В. (Заволж., Южн. Урал). — В степях, на каменистых склонах и скалах. b) subsp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel. — *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. — ж. гребневидный (тип: Крым). Ц. (юг Волж.-Кам.; Волж.-Дон.); З; В; К. — В степях, на суходольных лугах, каменистых склонах, песках, лесных полянах). c) subsp. *sabulosum* Lavr. — *A. lavrenkoanum* Prokud. — ж. песчаный (тип: Южная Украина, низовья Днепра). З. (Причерн.); В. (Нижн.-Дон.; Нижн.-Волж.); К. — На песках. Эндем. d) subsp. *ponticum* (Nevski) Tzvel. — *A. ponticum* Nevski — ж. понтийский (тип: Крым, вершина Демерджи, на скалах). — На каменистых и щебнистых склонах, известняковых скалах и осыпях. Эндем. e) subsp. *sclerophyllum* Novopokr. — *A. sclerophyllum* Novopokr. — ж. жестко-

листый (тип: окр. Новороссийска; Крым). — На каменистых склонах (преимущественно на выходах сланцев).

Для нас ясно, что под названием *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. скрывается не одно растение, а 5 видов, которые имеют не только бинарные русские, но и латинские названия и растут в совершенно разных географических и экологических условиях. На практике не только геоботанику удобно применять именно эти двойные названия, но и ботанико-географу при проведении географического анализа, изучении истории флор и установлении происхождения. Нельзя все указанные подвиды рассматривать как единый вид — *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. — сибирского происхождения, так как это искажает всю картину. Следует заметить, что и сам автор этой обработки Н. Н. Цвелев не во всех своих работах придерживается подобной точки зрения на категорию вида и подвида. Рассмотрим это на другом примере. Во «Флоре европейской части СССР» он считает видами *Stipa zalesskii* Wilensky, *S. ucrainica* (B. Smirn.) Tzvel., *S. pontica* P. Smirn. и *S. anomala* P. Smirn., а в другой работе «Заметки о трибе *Stipae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) в СССР» в «Новостях систематики высших растений» (1974) он считает их только подвидами.

Заслуживает также внимания высказанное в последней работе Цвелева его мнение, что *S. syreitschikovii* P. Smirn., возможно, является межсекционным гибридом со значительным доминированием признаков *S. pulcherrima* C. Koch. По нашим наблюдениям, *Pinus fominii* Kondr. является гибридом *P. sylvestris* L. × *P. sosnowskyi* Nakai. Это наводит на мысль, что при установлении Ан. А. Федоровым двух категорий видов и подвидов, возможно, не принято во внимание, что гибриды иногда могут быть причиной возникновения подвидов, особенно в местах контакта двух близких видов. Нередко низведение одного вида до ранга подвида, например *Phragmites altissimus* Benth., а другого — даже в синонимы, например, *Molinia euxina* Pobed., в синонимы к болотной *M. coerulea* (L.) Moench (хотя это виды разной экологии и географии) — субъективно и не имеет достаточных оснований.

Видовой состав флоры европейской части СССР, приведенный в 1-м томе, дополняет список видов, известных ныне для этой территории. Недавно из печати вышел «Определитель высших растений Крыма» (Л., 1972), в котором не указаны для Крыма, приведенные во «Флоре европейской части СССР» виды: *Ephedra arborea* Lag., *Agropyron sclerophyllum* Novopokr., *Aegilops tauschii* Coss, *A. geniculata* Roth, *Hordeum murinum* L. subsp. *glaucum* (Steud.) Tzvel. (=*H. glaucum* Steud.), *Bromus japonicus* Thunb. subsp. *anatolicus* (Boiss. ex Heldr.) Pénzes (=*B. anatolicus* Boiss. et Heldr.), *Avena sterilis* L., *A. eriantha* Durieu, *Gaudinia fragilis* (L.) Beauv., *Rostratia cristata* (L.) Tzvel., *Molineriella laevis* (Brot.) Rouy, *Aira praecox* L., *Phleum echinatum* Host, *Festuca callieri* (Hack.) Markgr., *Dactylis glomerata* L. subsp. *hispanica* (Roth) Nym., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. subsp. *brauneri* Pacz., *Setaria viridis* (L.) Beauv. subsp. *pycnocoma* (Steud.) Tzvel., *S. decipiens* Schimp. «Флора европейской части СССР» дополняет также и другие «Флоры» и определители: например, для Карпат в ней приводятся 20 видов, не указанных в «Визначнике рослин Украины» (1965). Несмотря на это, флора европейской части СССР до сих пор остается далеко не изученной и нуждается в дальнейших исследованиях. В книге не указаны новые флористические находки с Украины, где в последнее время В. В. Протопоповой обнаружено два новых для этой флоры плауна — *Diphasium zeillieri* (Rouy) Dambolt и *D. issleri* (Rouy) Holub., а донецкими ботаниками в Донбассе найден ковыль — *Stipa anomala* P. Smirn.

Во «Флоре европейской части СССР» принята новейшая система А. Л. Тахтаджяна, отражающая его воззрения на филогенез высших растений и снабженная хорошо продуманной и типифицированной номенклатурой высших таксонов, которую автор разработал в сотрудничестве с Кронквистом (США) и Циммерманом (ФРГ) при лингвистической консультации Н. Н. Забинковой.

Во Введении отмечена выдающаяся роль в составлении «Флор» и определителей Шмальгаузена, Федченко, Талиева и Станкова. Однако неправильно освещена моя рецензия на книгу С. С. Станкова и В. И. Талиева «Определитель высших растений европейской части СССР» (М., 1957), помещенная в Украинском ботаническом журнале (1958, т. 15, № 2). В этой рецензии я первый отметил большие достоинства этой книги для изучения флоры СССР. После положительной рецензии была опубликована отрицательная рецензия С. В. Голицына (Ботанический журнал, 1959, т. 44, № 6), в которой автор отмечает небрежное оформление книги, значительное количество опечаток и указывает на некоторые плохо составленные ключи для определения растений. Но работы этих пионеров в деле составления «Флор» и определителей в нашей стране не цитируются в обработках авторов 1-го тома «Флоры европейской части СССР». Они цитируют только авторов видов, впервые описавших и установивших синонимы. Обязательным для авторов флоры европейской части СССР является цитирование «Флоры СССР» и «Flora europaea»; поэтому мы полагаем, что в последующих томах «Флоры европейской части СССР» следовало бы поместить портреты основных авторов обработок в этих «Флорах», а также выдающихся монографов отдельных семейств. Кстати, забыт несправедливо В. Бессер (Besser), не упомянута также неоконченная «Флора УССР» (Визначник квіткових та вищих спорових рослин УССР) ч. I. Вищі спорові, голонасінні та вкритонасінні односім' ядольні. М. Д. Лясковский (редактор), Е. М. Лавренко (зам. редактора), П. А. Опперман (ответственный секретарь), М. И. Котова и А. Д. Алексеева (К., 1935: 1—367, 210 рисунков и карта ботанико-географических районов УССР).

М. И. Котов.

Институт ботаники
Академии наук УССР,
Киев.

Получено 20 XII 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 577.17.049 : 58

М. Я. Школьник. Микроэлементы в жизни растений. Изд. «Наука», Ленингр. отд. 1974 : 1—323. Тираж 4500, цена 2 р. 31 к.

E. A. BOICHENKO, T. M. UDELNOVA, L. N. ZAKHAROVA. *M. Ya. SHKOLNIK* MICROELEMENTS IN THE LIFE OF PLANTS. 1974

В 1975 г. исполняется сто лет с того дня, когда в науку было введено понятие «биосфера». В результате изучения в течение этого времени разнообразных влияний среды жизни на эволюцию организмов и воздействия последних на процессы в биосфере была обнаружена биогенная миграция многих химических элементов в грандиозных масштабах. В процессе миграции различные химические элементы концентрируются организмами из среды и принимают участие в процессах обмена веществ. К ним относятся и так называемые микроэлементы, содержание которых в клетках может составлять 10^{-2} % от их веса и быть значительно ниже — до 10^{-12}%. Несмотря на небольшое содержание, ряд микроэлементов играет важную роль в процессах метаболизма и, в частности в эволюции биохимических процессов. В последние годы сильно возрос интерес к таким химическим соединениям в организмах, которые, кроме «органической части», имеют и «неорганическую», представленную нередко разными микроэлементами. Подобные комплексные и внутрикомплексные соединения участвуют в регулировании жизненных процессов.

Монография М. Я. Школьника посвящена значению микроэлементов в жизни растений. Она является результатом многолетней работы автора и его сотрудников в этой области. Кроме результатов исследований, проведенных возглавляемым им коллективом, в ней содержится большой критический обзор материалов исследований различных лабораторий Советского Союза и зарубежных стран.

Монография «Микроэлементы в жизни растений» состоит из трех частей. 1-я часть (стр. 5—57) посвящена общим вопросам. В ней четыре главы, в которых рассматриваются история проблемы изучения микроэлементов, химические соединения микроэлементов в клетках, микроэлементы в составе ферментов и роль микроэлементов в нуклеиновом обмене и биосинтезе белка. Автор описывает этапы изучения потребности растений в микроэлементах, начиная с середины прошлого столетия до наших дней. Обстоятельно показан постепенный переход от представлений о микроэлементах как стимуляторах и раздражителях к выяснению их значения как необходимых компонентов питания растений. Описывая соединения, в состав которых входят микроэлементы в клетках (и в частности в составе ферментов), автор приводит многочисленные данные об образовании ими комплексных и внутрикомплексных соединений с разными группами органических веществ, характеризует их значение в возрастании специфичности катализируемых ими реакций в процессе эволюции. Многочисленные исследования, посвященные роли микроэлементов в нуклеиновом обмене и биосинтезе белка, свидетельствуют о значении комплексных соединений микроэлементов в молекулярной биологии.

Во 2-й части монографии (стр. 58—236) излагаются данные о физиологической роли отдельных микроэлементов: бора, марганца, цинка, меди, молибдена, кобальта, никеля, ванадия, лития, натрия, рубидия, стронция, алюминия, кремния, селена, иода, хлора, фтора, мышьяка, титана. М. Я. Школьник и его ученики в разные годы вели работы почти со всеми вышеупомянутыми микроэлементами; особенно много исследований они посвятили бору и цинку. Поэтому автор не ограничивается описанием физиологической роли микроэлементов по литературным данным, а сопоставляет эти данные с работами своей школы. Он выдвигает много интересных представлений о связи отдельных микроэлементов с различными процессами обмена веществ растений. В тех случаях, когда физиологическая роль микроэлементов еще недостаточно изучена автор указывает наиболее перспективные пути ее выяснения. Здесь много интересного и полезного найдут как начинающие специалисты, так и ученые, работавшие долгие годы в данной области.

3-я часть (стр. 237—269), посвященная значению исследований микроэлементов для различных проблем ботаники, изложена более кратко. В ней указаны основные разделы биологии и ботаники, в которых использование данных о микроэлементах представляется особенно перспективным. К ним относятся вопросы эволюции растительного мира и биогеоценологии, структурная организация клеток и тератология, эмбриология и генетика, ботаническое ресурсоведение и интродукция растений. Внедрение в эти области науки данных исследований микроэлементов только начинается. В будущем желательно создание монографий по каждому из этих вопросов.

Рецензируемая монография представляет большой интерес для широких кругов ботаников и для других специалистов. Тираж книги сравнительно невелик, и, к сожалению, ею смогут воспользоваться не все, кому она может быть полезной.

Е. А. Бойченко, Т. М. Удельнова, Л. Н. Захарова.

Институт геохимии и аналитической химии
Академии наук СССР,
Москва.

Получено 23 XII 1974.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.553 : 582.475.2 : 634.948

И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов. Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). Изд. «Наука и техника» АН БССР, Минск, 1971 : 350. Тираж 1300. Цена 2 р. 78 к.

I. I. ROLDUGIN. *I. D. IURKEVITCH, D. S. GOLOD, V. I. PARFYONOV.* TYPES AND ASSOCIATIONS OF SPRUCE FORESTS (BASED ON INVESTIGATION IN B. S. S. R.) 1971

И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов хорошо известны читателю своими работами по еловым лесам Белоруссии. В монографии «Типы и ассоциации еловых лесов» обобщены их многолетние исследования, а также использованы некоторые материалы других учреждений.

Одной из основных лесообразующих пород на территории Белоруссии является *Picea abies* (L.) Karst., здесь она образует как чистые, так и смешанные леса. В южной части республики ель встречается отдельными «островами», представляющими собой своеобразные микроареалы еловых лесов с присущими им процессами расселения, формирования и смены фитоценозов. Во всех 32 (из 38) хорошо сохранившихся к настоящему времени островных местонахождениях, ель произрастает в качестве доминанта, кондомината или субдоминанта. Нарушение режима в этих островных местообитаниях ели, вызванное интенсивной хозяйственной деятельностью человека, нередко приводит к усыханию значительной части насаждения или к полному исчезновению «острова». Поэтому, по мнению авторов, «острова» представляют большой интерес в познании генезиса еловой формации, они же должны служить резерватами и природными лабораториями для решения практических и научных задач в области лесной ботаники и должны быть безусловно сохранены.

Ареал ели обыкновенной состоит из трех крупных частей, называемых авторами областями: равнинной, бореальной и горной (карпатской и альпийской). Но далее (стр. 28) авторы равнинную область называют «восточноевропейской» (бореальной), а горную (карпатскую) «западноевропейской», хотя первая область лежит преимущественно на севере и северо-востоке Европы. Возможно, удачнее было бы ее назвать северо-восточноевропейской.

Причины польской дизъюнкции ели в Полесье авторы объясняют прежде всего климатическими и почвенно-гидрологическими условиями данной территории, не отрицая, однако, значения хозяйственной деятельности человека. Возникновение дизъюнкции в ареале ели относится к далекому прошлому и связано с ледниковым периодом; если судить по ископаемым остаткам, ель была широко распространена на европейских равнинах в доледниковое время (миоцен).[1]

В отношении генезиса вида авторы придерживаются мнения большинства исследователей, считающих, что ель обыкновенная выделилась из более древней прародительской *Picea obovata* Lebed., к которой она очень близка в систематическом отношении. *P. obovata* перед оледенением была уже широко распространена по северу Евразии. *P. abies* — вид более молодой, характеризуется исключительно высокой изменчивостью признаков и имеет тенденцию к расширению своего ареала как в северном, так и в южном направлениях.

Данные пыльцевых спектров позволили провести границы распространения и наметить фазы развития еловых лесов на территории Белоруссии на протяжении четвертичного периода.

В следующем разделе книги приводятся важнейшие таксационные показатели еловых лесов Белоруссии: размещение, возрастная структура, классы бонитета, полнотность, продуктивность ельников и, наконец, эдификаторная роль ели по лесорастительным районам.

На территории Белоруссии ель обыкновенная является одной из наиболее продуктивных древесных пород. Преобладают ельники Ia—I (47.6%) и II (45.2%) классов бонитета.

Далее приводится большой фактический материал по биологическим особенностям, изменчивости и внутривидовой систематике ели обыкновенной. Установлено, что рассматриваемый вид отличается большой изменчивостью морфологических признаков и интенсивным формообразованием. Исследования позволили описать внутривидовые биологические формы ели по времени начала вегетации, цвету женских стробилов, типу ветвления и габитусу крон, строению зрелых шишек и типу семенных чешуй. Среди белорусских популяций ели обыкновенной выделено три подвида: *Picea abies* subsp. *abies* (ель восточноевропейская или северо-восточноевропейская), *P. abies* subsp. *alpestris* (ель центральноевропейская) и *P. abies* subsp. *acuminata* (ель горная карпатская). Многие из внутривидовых таксонов и, в частности, поздно распускающаяся ель с гребенчатым типом ветвления, ель гладкокорая и с компактным типом ветвления, ель с вытянуто-чешуйчатыми шишками; популяции последнего подвида отличаются повышенным ростом и продуктивностью, а это, несомненно, представляет большой интерес для лесного хозяйства.

Вопросы классификации растительных сообществ всегда занимают важное место в литературе; в рассматриваемой монографии им отведено 160 страниц, т. е. почти половина основного текста.

---

[1] Вероятно, предковые формы типа *P. obovata* Ledeb.

В основу классификации еловых лесов Белоруссии авторами положен биогеоценотический принцип В. Н. Сукачева; учтены также типологические работы И. Д. Юркевича (1940, 1948, 1962) и предложенные им принципы построения эколого-генетической классификации.

В своей классификации авторы приняли тип леса в объеме, определенном в последних работах В. Н. Сукачева и одобренном Всесоюзным совещанием по лесной типологии в 1960 г. Такая трактовка типа леса сейчас разделяется большинством лесотипологов и геоботаников Советского Союза.

В. Н. Сукачев (1957) растительную ассоциацию (тип фитоценоза) считал основной низшей таксономической единицей, вкладывая в нее флористическое, экологическое и фитоценотическое содержание. При этом растительная ассоциация трактуется как важнейший компонент типа леса (типа лесного биогеоценоза).

Всего на территории Белоруссии авторами выявлено 12 коренных типов ельников (типов биогеоценозов) и свыше 130 ассоциаций (типов фитоценозов) или типов насаждений (возрастные стадии типов леса) в понимании Б. П. Колесникова (1956, 1961 и др.). Для каждого типа леса дается характеристика состава и продуктивности древостоя, описываются подлесок, кустарничково-травяно-моховой покров, почвенно-грунтовые условия, процессы возобновления и другие показатели.

При наименовании типов леса авторами прежде всего были использованы индикаторы нижних ярусов: кустарники, травы, мхи и лишайники. Среди выделенных типов некоторые, на наш взгляд, получили неунифицированные наименования, как например, «ельники приручейно-травяные» (стр. 100 и дальше), «ельник орляковый» — Piceeta pteridiosum, «ельник папоротниковый» (кочедыжниковый) — Piceeta filicosum, «ельник папоротниковый» — Piceeta dryopteridosum (стр. 100—102).

Не лучше ли было бы «ельники приручейно-травяные» именовать «ельники травяные приручейные». Ельники папоротниковые в одном случае приводятся как «папоротниковые», а в другом — как «ельник орляковый» и т. д.

В приводимых авторами пяти классах типов леса желательно было бы более четко разграничить характерные для них флористические элементы. Например, *Vaccinium myrtillus* приводится как для «тропобореальных», так и для «субарктических» ельников. В «ельниках бореальных» приводимые основные элементы все же не типичные бореальные, а выходцы из тургайской флоры, об этом говорят и сами авторы; так, почему же все-таки «ельники бореальные»?

Встречаются старые латинские названия (например, *Dryopteris linneana*, вместо *Gymnocarpium dryopteris* и др.). Имеются некоторые несоответствия и неточности в классах типов леса (стр. 99): ельники субарктические (Abieti—Piceetae subpolaris) и ельники тропоарктические» (Abieti—Piceetae tropoarctica). Желательно было бы здесь же упомянуть и типы леса, входящие в каждый из выделенных классов типов леса.

Наряду с коренными типами ельников встречаются и типы временные или производные. В противоположность Б. П. Колесникову, авторы относят их к различным типам биогеоценозов, считая их новыми объединениями или сериями типов леса (Сукачев и др., 1938). Производные типы леса по характеру смен подразделяются на длительновременные I и длительновременные II, отличающиеся своим генезисом. Первая (I) серия формируется в крайних группах типов эдафического ареала, где в определенных условиях не может формироваться еловый полог. Процесс становления елового фитоценоза сменившего сосняки, может длиться 80—120 лет. Вторая (II) серия производных типов еловых лесов развивается при повышенных, эдификаторных свойствах ели, которая в этих условиях сменяет преимущественно дубняки. Сукцессия проходит стадию мелколиственных пород. Формирование еловых фитоценозов длится в течение 35—40 лет, начиная с вырубки материнского дубового леса. В лесоводственной литературе смены такого характера чаще называются коротковосстановительными.

В целом следует признать, что хотя классификационная схема белорусских геоботаников признается не всеми типологами (в частности, она не принята учениками и последователями В. Н. Сукачева), но тем не менее она своеобразна и оригинальна по построению.

Авторами сделан важный вывод в отношении последовательности направления смен в формировании коренных ельников. В частности, анализ динамики формации еловых лесов за последние 35 лет свидетельствует о прогрессирующем снижении площади (на 43.7%), занимаемой елью, и замене ее лиственными породами. Это вызвано главным образом отставанием воспроизводства ели от темпов рубок главного пользования.

В связи с осушительными мероприятиями, проводимыми в Полесье в последние годы, существенно меняется облик естественной растительности. Это побудило авторов выделить своеобразные мелиоративно-производные типы ельников, имеющие свои особенности (иловато-перегнойные, неизбыточно увлажненные почвы, повышенный прирост по отношению к коренным полесским типам ельников и т. д.).

Следующий, весьма важный раздел монографии посвящен вопросам естественного возобновления ели и направления смен в еловых фитоценозах. Многолетние исследования позволили установить, что в урожайные годы (а они повторяются через 2—3 года) количество опадающих семян достигает 24—33 кг/га (в среднем 9 кг/га). Такая высокая семенная продуктивность обеспечивает эффективное естественное восстановление еловых фитоценозов почти во всех типах леса. Лучшее естественное возобновление наблюдается при полноте насаждения 0.6—0.7. Для оценки количественной стороны

подроста при естественном возобновлении ели был выработан «коэффициент количественной оценки подроста».

В прямой зависимости от принадлежности к тому или иному типу леса находятся и экономические показатели продуктивности ельников. Эти вопросы рассматриваются авторами в заключительной главе, где предлагается ряд рекомендаций для повышения продуктивности еловых лесов Белоруссии путем рационального изменения состава пород и типологической структуры насаждений.

В заключение необходимо отметить, что рецензируемая монография — это первая большая, всесторонне обобщающая сводка по еловым лесам Белоруссии. Она выполнена на современном научном уровне с привлечением огромнейшего литературного, полевого, рукописного и лабораторного материала. Приходится только сожалеть, что эта ценная книга выпущена таким небольшим тиражом (1300 экз.), а ведь она является необходимым справочным руководством и методическим пособием по изучению еловых лесов вообще. В целом книга представляет не только теоретический, но и практический интерес для специалистов как биолого-лесоводственного профиля, так и близкородственных смежных наук.

Рецензируемая работа в числе других монографий по растительному покрову Белоруссии получила высокую оценку — коллективу ее авторов присуждена Государственная премия БССР в области науки и техники на 1972 год.

И. И. Ролдугин.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР,
Алма-Ата.

Получено 28 I 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4(—11)(4)

Robert P. McIntosh. Plant ecology, 1947—1972. Ann. Missouri, Bot. Garden, 61, 1974 : 132—165. (**Р. П. Макинтош.** Экология растений, 1947—1972).

B. M. MIRKIN. (A REVIEW)

Рецензируемый обзор развития американской экологии растений за 25 лет принадлежит перу одного из наиболее авторитетных американских экологов. Напомним, что его статья «Концепция континуума», опубликованная на страницах журнала «Botanical review», (McIntosh, 1967), стала поводом для интересной международной дискуссии (см. обзор: Миркин и Попова, 1970).

В начале обзора Макинтош отмечает, что к 1947 году человечество оправилось от травм второй мировой войны и это позволило шире развернуть мирные отрасли науки. 25 лет — это время «профессиональной жизни» одного поколения, и лидеры современной экологии в основном начали свои серьезные исследования именно в 1947 г. За прошедшие годы развитие экологии резко усилилось, она выдвинулась в число наиболее важных наук.

Характеризуя исходные позиции экологии растений в 1947 г., Макинтош цитирует работу Ф. Эглера (Egler, 1951) «Комментарии к американской экологии растений 1947—1949 гг.»,[1] в которой отмечается провинциальный тон, излишнее увлечение аутэкологическим анализом, несоответствие огромного количества фактов и скудной теории, некритическое отношение к принципу причинности. Кроме того, Макинтош указывает на очень ограниченный в то время контингент американских экологов, которые возглавлялись несколькими авторитетными лидерами, подобными Ф. Клементсу. За 25 лет наука «децентрализировалась», укрепилась сеть ее международных связей. В подстрочном примечании к рецензируемой работе приводится список почти 40 американских и английских исследователей, которые играют ведущую роль в современной экологии растений. Стимуляторами развития экологии стали Международная биологическая программа и субсидии Комиссии по атомной энергии. Все это привело к революции в методах экологии, и если раньше эколог работал в лучшем случае с pH-метром, то ныне в его арсенале газовые анализаторы, хроматографы, респирометры, спектрофотометры, биотроны, колориметры, «вездесущие» компьютеры и т. д.

Далее автор критически рассматривает развитие экологии по отдельным отраслям, причем для некоторых отраслей (палеоэкология, тропическая экология) отведено по странице текста, в то время как раздел «Новая экология — системная экология» занимает почти половину очерка.

Количественная экология растений. Рассмотренный период отличался резким повышением интереса к количественным методам, которые использовались преиму-

---

[1] В списке литературы к этой статье приведены только цитируемые работы, не включенные в обзор Макинтоша.

щественно в фитосоциологии. Автор рассматривает два основных направления приложения количественных методов: 1) взятие проб (sampling) и статистика, 2) ординация и классификация. В первом подразделе дана общая оценка исследований, посвященных выбору размеров пробной площади, кривым «число видов/площадь», минимальному ареалу, распределению вида по площади, межвидовым сопряженностям и проблеме гомогенитета растительного сообщества. Отмечается, что вначале методы были наивными, но в дальнейшем, после появления ряда сводок (Goodall, 1970; Greig-Smith, 1957; Pielou, 1969) они стали более строгими и сложными по применяемому математическому аппарату.

Рассматривая вопросы классификации и ординации растительности, Макинтош указывает, что до сих пор существуют два подхода к этой проблеме — концепция континуума и идея дискретности. Попытки примирить их и разработать третье направление пока не дали результата, хотя ординация и классификация перестали быть полярными подходами. В области ординации за это время произошел переход от прямого градиентного анализа к ординации по осям максимального варьирования — методу главных компонент. В области классификации введены числовые методы (Lambert, Dale, 1964; Grounewoud, 1965; Lieth, Moore, 1971). Эти методы построены на учете специфики объекта классификации. В Европе и Японии в это время также были развиты новые количественные подходы, хотя сигматисты, возглавляемые Браун-Бланке, по мнению Макинтоша, до сих пор представляют монолитное направление, которое не использует количественных методов. Давая оценку количественной экологии растений, Макинтош не склонен переоценивать достигнутые результаты. Приводя высказывания ряда авторов (Whittaker, 1967; Pielou, 1969; Patten, 1971), ратующих за усложнение используемого аппарата, он сам становится на точку зрения, которую представляет Д. Гудол (Goodall, 1970), считающий, что пока математика является не служанкой, а госпожой экологии, и что успех достигнут лишь там, где в основу положен не сложный математический аппарат, а правильные и глубокие биологические посылки. В заключении раздела Макинтош пишет: «В экологии за последние 25 лет усилия были направлены на математический анализ. Порой думается, что поднято вопросов больше, чем получено ответов, и плодотворное соотношение между математикой и биологией до сих пор не достигнуто. Что лучше и что хуже — пока неясно» (стр. 138).

Этот в целом интересный раздел обзора вызывает и некоторые возражения. Говоря об индивидуалистической гипотезе, автор ставит на первое место X. Глизона и на второе — Л. Г. Раменского, хотя ныне уже доказано, что приоритет в этой области принадлежит Раменскому; это нашло отражение и в новом учебнике Уиттекера (Whittaker, 1972) и в вышедшем под его редакцией томе «Handbook of Vegetation science», где опубликована статья Л. Н. Соболева и В. Д. Утехина (1973). Кроме того, сравнивая развитие количественной экологии в США и в других странах, Макинтош полностью игнорировал ее развитие в СССР, где в последние годы наблюдается несомненный прогресс и, в частности, опубликована монография В. И. Василевича (1969). Монолитность направления сигматистов Макинтошем явно переоценена, так как ныне эта большая школа дифференцировалась на группы, часть которых вообще отрицает главное кредо сигматизма — реальность характерных видов (Jurco, 1974). В целом же сдержанность оценок достижений количественной экологии представляется оправданной.

Новая экология — экология экосистем. Этот раздел обзора разбит на ряд подразделов. Предваряя их, Макинтош говорит о неправомерности отождествления понятий «новая экология» и «экология экосистем», так как термин экосистема был предложен А. Тенсли еще в 1935 г. Новизна экологии не в объекте, не в подходе, а в используемых методах.

Наиболее традиционная проблема экологии — п р о д у к т и в н о с т ь, которой уже давно занимаются прикладные науки. Новая экология предполагает новые методы учета. Больше внимания уделено продуктивности водных систем, причем критерий продуктивности стал классическим при различении эутрофных и олиготрофных водоемов. Обычным стал анализ изменения продуктивности в ходе сукцессии. Отношение П/Р (П — продукция, Р — респирация) постепенно убывает в ходе сукцессии и стабилизируется на стадии климакса. При этом возрастает видовое разнообразие, происходит специализация по экологическим нишам, замедляется цикл обмена веществом и энергией, возрастает доля элементов и энергии, более прочно фиксированных в биомассе. В этом разделе цитируется работа Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965). Кстати, двумя страницами далее цитируется еще одна работа этих авторов, опубликованная в 1967 г., однако она почему-то не включена в список литературы: этими двумя публикациями ограничивается список цитированных работ советских исследователей.

При оценке продуктивности Макинтош считает важным также и учет интенсивности фотосинтеза, которую он рассматривает как критерий конкурентной мощности вида.

Небольшие подразделы посвящены вопросам изучения **циклов минеральных элементов, биоэнергетике, моделированию, системному анализу, отношениям животных и растений.** Макинтош возражает против использования калории в качестве основной единицы при характеристике энергетики экосистем, так как эта единица скорее физическая, чем экологическая (приводится следующая аналогия — неравноценность для человека одного и того же количества калорий в разных продуктах).

Моделирование, по мнению автора, не является столь новым подходом, как это нередко считают, так как уже в работах Раункьера содержались его элементы (попу-

лярная модель — j-образная кривая встречаемости вида в гомогенном сообществе). В настоящее время моделирование получило широкое распространение, однако результаты его, как и количественной экологии, не следует переоценивать; «недостатки и добродетели» моделирования нужно оценивать трезво. Нередко модель слишком обедняет содержание того, что она представляет. Автор возражает Е. Одуму (Odum, 1971), который считает, что будущее экологии в системном подходе. По мнению Макинтоша, новая экология будет иметь ту же структуру, что и старая, так как чрезмерное увлечение одним из подходов может лишь затормозить ее дальнейшее развитие. Заключая раздел, автор высказывает удовлетворение наведением мостов между традиционно отграниченными отраслями экологии, связанными с изучением растительного и животного мира. Объединение интересов ботаников и зоологов в состоянии стать основой для объяснения закономерностей контроля численности популяций.

Аутэкология и физиологическая экология. Отмечается усложнение методов изучения среды. В качестве примера современных экспериментов по изучению отношений растений к влажности почв приводятся работы Г. Элленберга (Ellenberg, 1956), давшие возможность экспериментально обосновать физиологический оптимум видов. Большие успехи отмечаются в изучении экологии арктических растений, а также фенологической ритмики экосистем.

Эволюция, генетическая экология (генэкология) и популяционная экология. Учет экотопических вариаций внутри видов позволяет конкретизировать закономерности распределения видов по градиентам. Перспективно также построение матриц конкурентной мощности видов при экспериментальном создании фитоценозов. Общее направление эволюции — дифференциация экологических ниш, что приводит к снижению конкуренции между популяциями и дивергенции их центров распределения по градиентам. Резюмируются работы по аллелопатии (Muller, 1970, и др.). Заметим, что в советской литературе недавно также опубликован анализ работы этой школы, выполненный Т. А. Работновым (1974), который склонен к иной интерпретации полученных результатов и объясняет большинство фактов взаимного угнетения видов не аллелопатией, а конкуренцией.

Теоретическая экология. В центре теоретической экологии стоит концепция векторного поля в N-мерном гиперпространстве. Активно проникают в экологию информационные методы, позволяющие оценивать изменение разнообразия систем в традиционном объекте экологов — сукцессии. Макинтош считает, что длительный гомеостаз может вызвать снижение разнообразия (в советской литературе это было высказано В. И. Василевичем, 1972).

Радиационная экология. Это новая отрасль экологии, которая бурно прогрессирует после взрывов ядерных бомб в конце второй мировой войны. Работами Д. Вудвела (Woodwell, Whittaker, 1968) было показано, что виды можно ординировать по градиенту радиоактивности и что в ходе регрессивной сукцессии под влиянием нарастающей интенсивности облучения убывают продуктивность и разнообразие. Тезис Вудвела о том, что простота сообщества может служить показателем его устойчивости был оспорен Р. Смитом (Smith, 1970) при анализе аналогичных сукцессий в тропических лесах.

Палеоэкология. Основными методами изучения истории экосистем является метод меченых атомов (применение углерода C_{14}) и палинологический. В настоящее время при изучении новейшей истории растительности (за последние 10 000 лет) возникли плодотворные контакты археологов и палеоэкологов. Беспрецедентные данные по изменению климата были получены Г. К. Фриттом (Fritt, 1966) при анализе приростов древесины старых деревьев *Pinus aristata*, возраст которых достигал 3—4 тысяч лет (единственный экземпляр — 7100 лет).

Тропическая экология. Работы по тропической экологии были начаты П. Ричардсом (Richards, 1952) и в последние годы получили широкое распространение благодаря руководящей роли Британского экологического общества и Организации изучения тропиков США. Идеи континуума в условиях тропиков получают наиболее яркое подтверждение. Выявляются особенности биогеохимических циклов, роль микориз, связи численности популяций растений с поеданием семян насекомыми и т. д. В последние годы стимулирующим фактором развития тропической экологии становится экономика тропических стран и необходимость повышения эффективности сельского хозяйства.

Экология растений и изменения среды. Этот раздел, заключающий обзор, показывает, что именно благодаря объективной необходимости охраны среды экология выдвинулась на передний край современной науки и приобрела большую популярность в самых широких кругах общественности.

Заканчивая рецензию, надо выразить удовлетворение публикацией нового обзора, который представляет несомненный интерес для советского читателя. Полезен и достаточно обширный (162 наименования) список цитированной литературы. К сожалению, Макинтош оставил вне поля зрения некоторые геоботанические вопросы, которые традиционно входят в экологию в американском понимании этой науки. В частности, в обзоре нет ни слова о развитии картографирования. Излишне кратко охарактеризовано состояние классификации экосистем и растительных сообществ. Обедняет обзор и уже упомянутое отсутствие ссылок на ряд советских работ, непосредственно связанных с кругом вопросов, которые обсуждает автор.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники. Ботаника, 1. — Миркин Б. М., Т. В. Попова. (1970). Дискуссия по проблеме континуума в растительном покрове. Бюлл. МОИП, отд. биол. 75, 5. — Работнов Т. А. (1974). О современном состоянии изучения аллелопатии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 4. — Jurco A. (1974). Multilaterale Differenziation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia, 45. — McIntosh R. P. (1967). The continuum concept of vegetation. Bot. Rev., 33.— (Родин Л. Е., Н. И. Базилевич) Rodin L. E., N. I. Bazilevich. (1965). Production and mineral cicling in Terrestrial vegetation. Transleited by G. E. Fogg. — (Соболев Л. Н., В. Д. Утехин) Sobolev L. N., V. D. Utechin. (1973). Russian (Ramensky) approaches to community systematization. Handbook of vegetation science, V. Ordination and classification of vegetation. The Hague. — Whittaker R. H. (1972). Communities and ecosystems.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал АН СССР,
г. Уфа.

Получено 2 I 1975.

УДК 019.941 : 002.01 : 778.19 : 537.533.35 : 576.1

J. Ohnsorge, R. Holm. Rasterelektronenmikroskopie. Eine Einführung für Mediziner und Biologen. Scanning electron microscopy. An Introduction for Physicians and Biologists. 1973. Georg Thieme Publischers, Stuttgart : VI—X : 1—121, 96 Figures, DM 68. (Дж. Онзорге, Р.Хольм. Сканирующая электронная микроскопия. Введение для медиков и биологов, 1973)

N. S. SNIGIREVSKAYA, A. A. TKACHENKO. (A REVIEW)

Рецензируемая книга посвящена краткому обзору основных принципов устройства и применения сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Она является ценным справочником для широкого круга читателей.

С появлением СЭМ обычно связывают начало нового этапа в микроскопических исследованиях. Внедрение его в различные области науки открыло принципиально новые возможности в изучении микроструктур и топографии поверхности разнообразных объектов.

Эти возможности обусловлены постоянно растущей разрешающей способностью (и соответственно полезным увеличением) СЭМ, необычайно большой глубиной фокуса и наиболее современными методами преобразования и обработки телевизионных изображений объектов, создаваемых электронным зондом в СЭМ (например, электронная ретушь и оконтуривание деталей изображения, модуляция вертикального отклонения электронного пятна на экране ТВ-монитора видеосигналами, видеозапись, анализ телевизионных изображений с помощью электронно-вычислительных машин и т. д.). В настоящее время в лучших серийных моделях СЭМ уже достигнуто разрешение 40 Å, которое лишь на порядок ниже разрешающей способности самых совершенных просвечивающих электронных микроскопов.

Первая модель СЭМ марки «Стереоскан», пригодная для лабораторных научных исследований в широком масштабе, была разработана для серийного производства английскими учеными Отли, Косслетом, Стюартом и др. в 1965 г. (C. W. Oatley, V. E. Cosslett, P. R. Stuart). После этого СЭМ был очень быстро освоен в самых различных областях биологии, медицины, физики, химии, геологии, металловедения, космических исследований и т. д. С 1965 по 1972 г. появилось множество работ, буквально поразивших научный мир новизной интерпретации многих уже ранее известных структур и открытием новых. В настоящее время имеется более десятка моделей СЭМ, выпускаемых в Англии, Голландии, СССР, США, ФРГ и Японии. В последние годы были опубликованы фундаментальные монографии и обзоры, в которых излагаются принципы и методы применения СЭМ в разных областях науки и техники. Среди подобного рода работ книга Онзорге и Хольма выделяется популярностью изложения и прекрасно подобранными иллюстрациями. Даже беглый просмотр книги сразу привлекает внимание читателей к фактам чрезвычайно широкого применения СЭМ в анатомии, гистологии, энтомологии, паразитологии, при изучении хромосом и других структурных элементов животных и растений, в том числе спор и пыльцы высших растений, спор и мицелия грибов, устьичного аппарата листьев и пр.

Книга содержит богатый иллюстративный материал, такого количества и качества микрофотографий нет ни в одной из известных книг по сканирующей электронной микроскопии. Комментарии к микрофотографиям, помещенным в книге, и описание методики приготовления образцов, с которых они получены, дают наглядное пред-

ставление о возможностях СЭМ и его преимуществах по сравнению с другими методами микроскопических исследований. В частности, по снимкам №№ 46—48, 93—96 можно ясно представить, как лучше готовить биологические образцы для исследования, чтобы сохранить их форму в условиях вакуума. По другим микрофотографиям (например, №№ 81, 83) можно оценить влияние на их качество разных типов напыления (например, углеродом, или золотом, отдельно или в разной последовательности тем и другим). Эффект применения разных методов фиксации и сушки образцов иллюстрируется фотографиями №№ 61, 73, 74, 85, 91, 95, 96. Отметим, что все фотографии в книге получены с помощью СЭМ «Стереоскан» с разрешением на стандартном образце 150—200 Å и при экспонировании пленки примерно 100 сек.

Теперь остановимся коротко на содержании книги по разделам и обратим внимание на те замечания авторов, которые могут оказаться полезными при практической работе биологов, использующих сканирующие электронные микроскопы.

Введение дает наглядное представление о возможностях и преимуществах светового микроскопа, СЭМ и просвечивающего электронного микроскопа (см. также заключительный раздел книги). При обсуждении конструкции СЭМ поясняется, как большее расстояние между объективной линзой и образцом (по сравнению с просвечивающим электронным микроскопом) влияет на требования к магнитным полям рассеяния в месте установки СЭМ. Тут следовало бы еще добавить, что меньшие ускоряющие напряжения в СЭМ по сравнению с просвечивающим электронным микроскопом также обусловливают более жесткие требования к этим полям рассеяния. Касаясь принципов работы СЭМ, авторы отмечают очень малую апертуру источника электронов — порядка $10^{-2} \div 10^{-3}$ рад в обоих типах электронных микроскопов, однако только в СЭМ эта малая величина апертуры дает реально наблюдаемую глубину фокуса примерно в 300 раз большую, чем у световых микроскопов.

Очень важным для понимания наиболее часто используемого режима работы СЭМ и для интерпретации микрофотографий и ТВ-изображений является раздел, посвященный испусканию вторичных электронов при падении на исследуемый образец первичного электронного пучка. Динамика испускания вторичных электронов определяет контраст химического состава (атомного номера составляющих образец химических элементов), контраст особенностей рельефа поверхности, точность воспроизведения этих особенностей (зависящую, в частности, от глубины, с которой испускается наибольшее число вторичных электронов и которая в свою очередь зависит от энергии электронов первичного пучка, от плотности и других свойств образца). В этом разделе авторы, разбирая вопрос о связи диаметра электронного зонда на поверхности образца («диаметра зоны диффузии») с полезным увеличением СЭМ, допускают одну неточность, о которой следует упомянуть, а именно утверждается, что изображение на экране ТВ-монитора будет оставаться резким («в фокусе») до тех пор, пока этот диаметр будет меньше расстояния между строками (стр. 22). Однако в действительности «диаметр зоны диффузии» следует сравнивать с этим расстоянием, деленным на увеличение микроскопа.

Много полезных сведений можно найти также в разделах, посвященных методам приготовления образцов для исследования в СЭМ, технике получения микрофотографий, контрасту химического состава (атомного номера), катодолюминесценции, характеристическим рентгеновским спектрам и современным приборам, применяемым для их исследования. В заключительном разделе, посвященном комплексным исследованиям микроструктуры поверхности объектов различной природы с помощью СЭМ и микрозондовых приборов, приводится сводная таблица, показывающая возможности и характеристики светового микроскопа, СЭМ и просвечивающего электронного микроскопа.

Достоинством книги является довольно полная библиография, отражающая состояние исследований по сканирующей электронной микроскопии вплоть до 1972 г. Текст книги приводится на двух языках — немецком и английском, что значительно расширяет круг ее читателей.

Н. С. Снигиревская, А. А. Ткаченко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 15 IX 1974.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : (47+57)581.9

К 70-ЛЕТИЮ ТИХОНА АЛЕКСАНДРОВИЧА РАБОТНОВА

I. A. GUBANOV, E. M. LAVRENKO, V. N. TIKHOMIROV. TO THE 70th BIRTHDAY OF TIKHON ALEKSANDROVICH RABOTNOV

В 1974 г. исполнилось 70 лет со дня рождения и 50 лет научно-педагогической деятельности выдающегося советского ботаника, вице-президента Всесоюзного ботанического общества и Московского общества испытателей природы, заместителя председателя Научного совета АН СССР по биогеоценологии, доктора биологических наук, профессора Тихона Александровича Работнова.

Т. А. родился 6 августа 1904 г. в Ярославле. В этом городе прошли его детство и юность. В 1924 г. он окончил Ярославский университет и в октябре того же года приступил к работе в Государственном луговом институте. В этом научном учреждении, ныне Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов имени В. Р. Вильямса (Московская обл.), Т. А. непрерывно работал более 40 лет (до 1967 г. включительно). Вполне естественно поэтому, что центральное место в его работах занимают исследования кормовых угодий и луговых растений; эти же объекты послужили фактической базой для его теоретических обобщений.

Еще будучи студентом, Т. А. принимал участие в геоботаническом изучении лугов Ярославской области. Работая в Луговом институте, он вел интенсивные полевые исследования по инвентаризации кормовых угодий с подробным геоботаническим описанием лугов и болот в разных районах СССР: в Архангельской, Вологодской, Калининской, Калужской, Московской, Пензенской, Смоленской, Ярославской областях, Башкирской и Якутской АССР и т. д.

С самого начала самостоятельной научной деятельности Т. А. Работнову довелось сотрудничать и тесно общаться с такими замечательными геоботаниками и луговедами, как А. Я. Бронзов, И. В. Ларин, Л. Г. Раменский, С. П. Смелов, А. П. Шенников и другие, что не могло не отразиться благотворно на росте молодого ученого. Исключительная работоспособность, превосходная память, природная любознательность и хорошие наставники позволили Т. А. в короткое время наверстать пробелы в ботаническом образовании (он окончил агрономический факультет). Он овладел английским и немецким языками, прореферировал в советских журналах много зарубежных работ, оперативно публиковал материалы собственных исследований и научно-популярные обзоры. Уже в 30-е годы Т. А. приобрел заслуженную известность среди ботаников и луговодов как опытный экспедиционный работник, хороший экспериментатор и методист, эрудированный геоботаник широкого профиля. Неудивительно, что в 1936 г. Т. А. Работнову без защиты диссертации были присвоены сразу ученые степени кандидата биологических и сельскохозяйственных наук.

В годы Великой Отечественной войны Т. А. занимался производственными вопросами, актуальными для военного времени, прежде всего разработкой рекомендаций по использованию местных кормовых ресурсов для восстановления животноводства.

В военные и первые послевоенные годы Т. А. проводил в стационарных условиях на Северном Кавказе многолетние исследования динамики популяций растений субальпийских лугов. Материалы этих исследований были обобщены в докторской диссертации «Жизненный цикл многолетних травянистых растений и фенотипический состав их популяций в луговых ценозах», над завершением которой он работал в 1945—1947 гг. будучи докторантом Ботанического института АН СССР. В 1948 г. диссертация была успешно защищена и в 1950 г. в сокращенном виде опубликована в Трудах Ботанического института АН СССР (сер. Геоботаника). Публикация этой работы явилась заметной вехой в фитоценологии, дав начало новому перспективному направлению исследований, успешно продолжающихся и по сей день в разных ботанических центрах как в СССР, так и за рубежом.

С 1948 г. Т. А. начал цикл многолетних исследований влияния минеральных удобрений на луговые фитоценозы и луговые растения, заложив опыты в пойме р. Оки на Дединовской опытной станции Института кормов (Луховицкий район Московской области). Вплоть до 1967 г. он ежегодно вел разносторонние наблюдения на постоянных учетных площадях, проводя почти весь вегетационный период в поле. Позже наблюдения были продолжены его учениками. Примеров такого долголетнего изучения динамики конкретных участков пойменного луга и слагающих его видов растений под влиянием как естественных факторов, так и антропогенных воздействий очень мало. Интереснейшие материалы, полученные в этом эксперименте, Т. А. опубликовал в виде монографии (1973).

Одновременно Т. А. изучал луговые сорняки, разрабатывал теоретические и методические вопросы фитоценологических и луговедческих исследований; обосновывал приемы улучшения травостоя лугов. Особо следует отметить пристальное внимание Т. А. к биологии отдельных видов луговых растений. Еще в довоенные годы он принял активное участие в создании фундаментального справочника «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» под редакцией И. В. Ларина (1937), написав для него ряд разделов. При повторном издании этого капитального трехтомного труда (1950—1956) Т. А. выступал уже одним из основных авторов, за что был удостоен в 1951 г. Государственной премии. В 1953 г. за многолетнюю плодотворную научно-исследовательскую деятельность Т. А. награжден орденом Ленина.

В 1967 г. Т. А. Работнов избран заведующим кафедрой геоботаники Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова и до настоящего времени успешно работает на этом посту.

Обращение к педагогической работе не было случайным; подготовкой научных кадров Т. А. занимался уже давно. С 1948 г. он непрерывно читал в Московском университете разработанный им оригинальный курс луговедения с основами луговодства для студентов-геоботаников биологического и географического факультетов. Кроме того, Т. А. руководил работами аспирантов и молодых научных работников в Институте кормов; многие его ученики стали кандидатами наук. Ко времени перехода в университет и в последующие годы Т. А. опубликовал серию блестящих работ по общим вопросам фитоценологии, снискав широкое признание как в СССР, так и за рубежом, о чем свидетельствует избрание его членом постоянного Комитета по созыву Международных конгрессов по луговодству (1960 г.), членом постоянного Комитета Европейской федерации луговодов (1967 г.), почетным членом Ботанического общества Чехословакии (1968 г.), Московского общества испытателей природы (1969 г.), Всесоюзного ботанического общества (1973 г.), членом редколлегий авторитетных ботанических изданий (в том числе «Ботанического журнала», журналов «Phytocoenologia» — ФРГ и «Agro-Ecosystems» — Голландия). С 1948 г. Т. А. активно работает в редколлегии одного из старейших отечественных научных журналов — «Бюллетеня МОИП, отдел биологический», а с 1971 г. является его главным редактором.

В Московском университете Т. А., не оставляя интенсивной научной работы, очень много времени отдает педагогической деятельности. Он читает профилирующий курс геоботаники, продолжает чтение курса луговедения, руководит аспирантскими и дипломными работами. Особое внимание Т. А. уделяет работе факультета повышения квалификации преподавателей вузов при Московском университете. Для слушателей этого факультета он читает обзорные лекции по геоботанике и луговедению. Блестящее знание мировой литературы позволяет ему сообщать в своих лекциях самые свежие данные по важнейшим вопросам экологии и фитоценологии. Т. А. был инициатором и организатором Межвузовской конференции по вопросам преподавания геоботаники в университетах и педагогических институтах, успешно проведенной в Москве в 1971 г. Большая заслуга принадлежит ему в модернизации учебных программ геоботанических спецкурсов. В 1974 г. он опубликовал важное учебное пособие «Луговедение», а сейчас пишет учебник по фитоценологии.

Т. А. Работнов — автор сотен научных публикаций. Анализ его трудов занял бы слишком много места, и мы ограничимся лишь кратким перечнем проблем, над которыми он трудился и результаты которых опубликованы: структура луговых фитоценозов; динамика фитоценозов под влиянием удобрений; флюктуационная динамика фитоценозов; семенное возобновление в луговых фитоценозах; борьба с сорными растениями сенокосов и пастбищ; онтогенез луговых растений; сочетаемость видов в фитоценозах; методика фитоценологических исследований; общие вопросы биогеоценологии; консортивные связи между компонентами ценозов; описание растительности отдельных регионов, и т. д. Большую ценность представляют обзорные и методические работы Т. А. Работнова, в которых с исчерпывающей полнотой и в то же время весьма кратко обобщен опыт мировой науки. Для советских ботаников весьма интересны информации Работнова о многих международных совещаниях и конференциях, проведенных за рубежом, на которых он присутствовал и неизменно выступал с содержательными докладами, достойно представляя советскую науку. Большой цикл публикаций Т. А. посвящен истории ботаники, многим отечественным и зарубежным ботаникам: А. Я. Бронзову, В. Н. Сукачеву, И. В. Ларину, С. П. Смелову, И. Г. Серебрякову, Л. Г. Раменскому, И. А. Цаценкину, В. С. Говорухину, К. Линнею, А. К. Каяндеру и др.

Разнообразна научно-общественная деятельность Т. А. Работнова. Он вице-президент Всесоюзного ботанического общества, вице-президент Московского общества испытателей природы, член ряда ученых советов и редакционных коллегий, редактор многочисленных сборников и монографий и т. д. С 1953 г. Т. А. Работнов — член

КПСС. Много внимания Т. А. уделил подготовке XII Международного ботанического конгресса, а в июне 1974 г. руководил одной из секций Международного конгресса по луговодству.

Как человек Т. А. Работнов — явление редкое, едва ли не исключительное. Он в самом высоком смысле слова беззаветно предан науке, принципиален, непримирим ко всякой фальши, недобросовестности, догматизму; работе, служению науке подчинена вся его жизнь. Вместе с тем редко встретишь человека такой душевной теплоты, отзывчивости, простоты в обращении. Т. А. на редкость скромен, доступен, бескорыстен, обязателен в выполнении своих обещаний и вместе с тем тверд и последователен, проводя в жизнь принципы, завещанные ему его учителями. Работать и сотрудничать с Т. А. — большое счастье.

Не сомневаемся, что выразим чувства всех читателей «Ботанического журнала» и всех ботаников Советского Союза, пожелав нашему дорогому юбиляру долгих лет жизни и крепкого здоровья. Уверены, что из-под пера Т. А. Работнова, одного из ведущих советских ботаников, выйдет еще много замечательных произведений, которые обогатят нашу науку.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Т. А. РАБОТНОВА [1]

1929. Болота б. Никольского уезда Северо-Двинской губернии. Изв. Гос. лугового ин-та за 1928 г., 4—6 : 34—47.

Материалы к изучению реакции луговых почв и распределения в связи с ней луговой растительности. Там же, 1—3 : 5—62. (Совместно с С. П. Смеловым).

О болотах Калужской губ. Торф. дело, 1 : 29—30.

1930. О болотах Архангельского округа. Торф. дело, 5 : 232—235.

1931. Какие луга бывают и как их использовать. (Луга лесной зоны СССР). М., Сельколхозгиз : 1—32. (Совместно с Б. А. Тихомировым).

1932. Инструкция для районных работников по проведению инвентаризации с.-х. угодий. Якутск : 1—11. (Анонимно).

1933. «Ведьмины кольца» в Якутии. Природа, 7 : 61.

Вейник Лангсдорфа в центральной Якутии и его кормовое значение. Бот. журн., 18, 5 : 407—411.

Над чем работает Институт кормов. Сов. бот., 6 : 108—114. (Совместно с Ш. М. Агабабяном и И. В. Лариным).

Природные условия сельского хозяйства долины р. Амги. В кн.: Р. А. Еленевский и др. Природные ресурсы южной Якутии в связи с реконструкцией сельского хозяйства. М.—Л., Сельхозгиз : 80—132.

(Рец.). A. K. Cajander. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen Nordliches Eurasiens, 1909. — Сов. бот., 5 : 152—154.

1934. *Nostoc commune* L. в напочвенном покрове солонцеватых почв Якутии. Сов. бот., 2 : 107—108.

Флора Якутии как источник новых кормовых растений. Сов. бот., 4 : 84—89.

(Рец.) Г. А. Балабаев. Природа, сельское хозяйство и перспективы растениеводства в Якутии, 1931. — Сов. Север, 2 : 129—130.

1935. За улучшение лугов центральной Якутии. Сов. краевед., 8 : 42—45.

К вопросу введения оборотов сенокоса. Сов. бот., 1 : 112—118.

Ландшафты песчаных образований в низовьях Вилюя. Землеведение, **37**, 4 : 321—338.

Природные районы южной части Якутской АССР. Бот. журн., **20**, 2 : 175—210.

Сибиктэ (*Equisetum variegatum* et *E. scirpoides*). Природа, 8 : 48—51.

Тимптонский район. Сов. краевед., 8 : 72—76.

1936. Конференция по лугам и пастбищам при Институте кормов в 1936 году. Бот. журн., **21**, 2 : 258—260.

Леса из *Betula ermani* Cham. в Южной Якутии. Природа, 4 : 96—97.

Обзор работ по изучению растительности Якутской АССР. Бот. журн., **21**, 6 : 727—738.

Ольха как азотособиратель. Природа, 6 : 94—99. (Совместно с Я. Л. Меднисом).

Экологические наблюдения над лишайниками в Южной Якутии. Сов. бот., 6 : 149—153.

(Рец.) Ю. В. Бранке. О химизме кормовых растений дальневосточной флоры, 1935. — Сов. бот., 5 : 172.

---

[1] Составил И. А. Губанов. (В список не включены многочисленные статьи в энциклопедиях, опубликованные анонимно).

Список работ Т. А. Работнова, опубликованный в «Ботаническом журнале», (1964, **49**, 7 : 1079—1085), к сожалению, не полон и страдает существенными неточностями.

(Рец.). E. Klapp. Fortgesetze Untersuchungen von Daurwiesen unter dem Einfluss kaliabwasserführender Überschwemmungen, 1935. — Сов. бот., 5 : 171—172.

(Рец.). E. Klapp u. a. Wiesen und Wiesenpflanzen in Mitteldeutschland, 1934. — Сов. бот., 5 : 170—171.

1937. Ботанические работы Института кормов в 1936 г. Сов. бот., 4 : 115—120. (Совместно с И. А. Цаценкиным).

Еще о «ведьминых кольцах». Природа, 3 : 97—98.

Микориза у луговых галофитов. Природа, 12 : 121.

О длительности «стадии молодости» у луговых растений. Природа, 5 : 89.

О подстилаемых льдами торфяных болотах в Южной Якутии. Природа, 9 : 84—87.

О работах Виртанена по изучению бобовых растений и клубеньковых бактерий. Природа, 7 : 102—105.

Памяти Александра Яковлевича Бронзова. 1889—1936. Сов. бот., 2 : 126—128.

Памяти А. Я. Бронзова. Почвоведение, 32, 1 : 91—93. (Совместно с Д. А. Герасимовым).

Растительность высокогорного пояса бассейна верховьев рек Алдана и Тимптона. Изв. Гос. геогр. о-ва, 69, 4 : 585—605.

Растительность «наледей». Там же, 3 : 394—408.

Сем. *Equisetaceae*. В кн.: И. В. Ларин и др. Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ СССР. Л., Изд-во ВАСХНИЛ : 112—122. Сем. *Salicaceae*. Там же : 333—344. Сем. *Betulaceae*. Там же : 344—352. Сем. *Onagraceae*. Там же : 663—667. Сем. *Hydrocaryaceae*. Там же : 667.

Fungi. Lichenes. Musci. Там же : 74—111 (Совместно с В. С. Говорухиным).

Серая ольха. Колхозн. опытничество, 5 : 23.

(Рец.). D. F. Costello. Tussock meadows in South-Eastern Wisconsin, 1936. — Сов. бот., 3 : 184.

(Рец.). E. Klapp. The indicator value of some meadow plants in Central Germany, 1935. — Сов. бот., 4 : 148—149.

(Рец.). V. Rypaček. Vliv koncentrace vodikových iontů na některé druhy rodu *Cladonia*, 1935. — Сов. бот., 4 : 190—191.

1938. Дождевые черви в луговых почвах. Природа, 9 : 73—75.

О влиянии серой ольхи (*Alnus incana* (L.) Moench) на почву и травянистую растительность. Природа, 3 : 94—98.

О естественных лугах Южной Якутии. Природа, 6 : 117—121.

Работа лаборатории лугов и пастбищ Всесоюзного института кормов в 1937 г. Сов. бот., 2 : 137—140.

1939. Значение дикого белого клевера в пастбищном хозяйстве. Природа, 2 : 98—99.

О болотах Центральной Якутии. Изв. Гос. геогр. о-ва, 41, 4 : 547—550.

О влиянии серой ольхи (*Alnus incana* (L.) Moench) на урожайность травянистых растений. Природа, 6 : 72—73.

Типы сероольховых насаждений северо-западной части Московской области. Бот. журн., 24, 1 : 15—29.

(Рец.). И. П. Дроздов. Кормовые растения естественных сенокосов и пастбищ Бурят-Монголии, 1938. — Сов. бот., 2 : 99.

(Рец.). Н. Д. Захарова. О роли биоса в лишайниковом симбиозе, 1938. — Сов. бот., 2 : 99.

(Рец.). Р. Е. Искина. К вопросу об азотфиксирующих бактериях в лишайниках, 1938. — Сов. бот., 2 : 98.

(Рец.). З. И. Лучник. Зимний хвощ и его кормовое значение в уссурийской тайге, 1938. — Сов. бот., 2 : 97—98.

(Рец.) Bucholski. Die botanische Veränderung einer Wiesenneuanlagen und Ertragsbeeinflussung durch Kalidüngung auf Niederungsmoor in Sarny Polen, 1938. — Сов. бот., 2 : 98.

(Рец.). C. J. Dawkins. Tussock formation by *Schoenus nigricans*: the action of fire and water erosion, 1939. — Сов. бот., 5 : 119.

(Рец.). E. Klapp. The legumes of grassland, 1938. — Сов. бот., 2 : 97.

(Рец.).A. Klecka. Vliv seslapavani na asociaci travnatych porostu, 1937. — Сов. бот., 1 : 128.

(Рец.). M. Roberg. Über den Erreger der wurzelknöllchen europäischen Erlen, 1938. — Сов. бот., 2 : 98.

1940. Конференция по сенокосам и пастбищам горных районов юга СССР при Всесоюзном институте кормов им. акад. В. Р. Вильямса. Бот. журн., 25, 2 : 275—276.

Местные удобрения как средство повышения урожайности лугов. Колхозн. товарная ферма, 6 : 13—14.

Наблюдения над содержанием нитратов в луговых и лесных растениях. Сов. бот., 1 : 76—78.

О ядовитых свойствах лютиков. Природа, 6 : 106—107.

Работы К. Линнея и его учеников в области изучения кормовых растений. Бот. журн., 25, 2 : 144—154.

Первая Всесоюзная конференция по горным сенокосам и пастбищам. Вестн. с.-х. науки, кормодобывание, 2 : 86—92. (Совместно с П. А. Вощининым).

Стахановский опыт применения местных органических удобрений на сенокосах и пастбищах. Там же, 1 : 55—59. (Совместно с Н. С. Конюшковым).

Удобрение горных лугов. Там же, 3 : 24—41.

Улучшение горных лугов. Сельсо, сер. колхозн. животн., 13 : 1—4.

Физико-географический очерк Алданского округа Якутской АССР. Материалы земельно-водного устройства районов Крайнего Севера, 6 : 1—100.

1941. (Рец.). F. T. Wahlen, L. Gisiger. Über den Einfluss des Obstbaumbestandes auf Höhe und Qualität des Ertrages von Wiesenland und den Nährstoffzustand der Wiesenböden, 1937. — Сов. бот., 3 : 185—186.

1942. Вовремя и без потерь провести сеноуборку. Колхозн. производство, 5—6 : 22—23.

Смена стойбищ как метод улучшения пастбищ. Совхозн. производство, 5—6 : 32—33.

Улучшение сенокосов и пастбищ. Там же, 4 : 10—13.

Уход за пастбищами. М., Сельхозгиз : 1—7.

Russian research on meadows and pastures. Herb. Abstr., 12, 4, Supplement : 45—52. (Совместно с П. А. Вощининым).

1943. Отгонно-пастбищное содержание скота в колхозах. М., Сельхозгиз : 1—86. (Совместно с Н. С. Конюшковым).

1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн., 30, 4 : 167—177.

О длительности сохранения жизнеспособности семенами, погребенными в почве. Природа, 1 : 63—66.

О степях Центральной Якутии. Природа, 2 : 65—66.

Р. А. Еленевский. Сов. бот., 13, 5 : 43—45.

(Рец.). E. J. Salisbury. The reproductive capacity of plants, 1942. — Сов. бот., 13, 5 : 39—40.

(Рец.). W. D. Thomas. Mycorhize associated with some Colorado flora, 1943. — Сов. бот., 13, 5 : 40—41.

1946. Борьба с чемерицей на лугах. Ветеринария, 5—6 : 39.

Возрастной состав популяций некоторых пустынных растений. Усп. совр. биол., 22, 3 (6) : 435—438.

Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 51, 2 : 91—98.

Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. журн., 31, 5 : 24—28.

(Рец.) D. F. McAlister. The effect of maturity on the viability and longevity of the seeds of western range and pasture grasses, 1943. — Сов. бот., 14, 5 : 340.

1947. И. Г. Андреев. Сов. бот., 15, 4 : 232—233. (Совместно с И. А. Цаценкиным и Л. Н. Соболевым).

Новые данные о запасе жизнеспособных семян в почвах луговых ценозов. Природа, 8 : 63—65.

О длительности жизни *Agasyllis latifolia* (M. B.) Boiss. и *Libanotis montana* All. Докл. АН СССР, 58, 1 : 131—134.

Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений. Усп. совр. биол., 24, 1 (4) : 133—149.

Создание естественных семенников бобовых трав. Селекция и семеноводство, 1 : 65—66.

(Рец.). G. W. Burton. Seed production of several southern grasses as influenced by burning and fertilisation, 1944. — Сов. бот., 15, 1 : 54.

(Рец.). D. F. McAlister. Determination of soil drought resistance in grass seedlings, 1944. — Сов. бот., 15, 1 : 54.

1948. Жизнеспособные семена в почвах луговых ценозов. Усп. совр. биол., 26, 1 (4) : 551—568.

К вопросу введения сенокосо- и пастбищеоборотов. Сов. агрономия, 8 : 79—81.

О влиянии минеральных удобрений на растительность субальпийских лугов. Бот. журн., 33, 5 : 475—486.

1949. Возрастной состав популяций некоторых растений субальпийских лугов. В сб.: Вопросы кормодобывания. М., Сельхозгиз, 2 : 48—50.

К 60-летию со дня рождения А. П. Шенникова. Бот. журн., 34, 2 : 216—224. (Совместно с Е. М. Лавренко).

Луговые сорняки и меры борьбы с ними. М., Сельхозгиз : 1—96.

Некоторые данные по биологии луговых сорняков: порезника горного и дягиля лекарственного. Бюлл. МОИП, отд. биол., 54, 2 : 61—67.

Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состава их популяций. Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедн., 12 : 41—48.

1950. Владимир Николаевич Сукачев как ботаник, педагог и научно-общественный деятель (к 70-летию со дня рождения). Бюлл. МОИП, отд. биол., 55, 4 : 3—27. (Совместно с С. Ю. Липшицем).

Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Пробл. бот., 1 : 465—483.

Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 6 : 7—204.

Значение фосфорнокислых удобрений для повышения урожайности горных лугов. Кормовая база, 3 : 29—31.

Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, отд. биол., **55**, 2 : 50—71.

Новые данные о длительности жизни и о возрастном составе популяций полукустарников и многолетних трав. Усп. совр. биол., 29, 1 : 158—160.

Советское луговедение. Бюлл. МОИП, отд. биол., 55, 1: 37—45.

Polypodiaceae. Osmundaceae. Ophioglossaceae. Equisetaceae. В кн.: И. В. Ларин и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 1 : 105—130. *Pinus pumila.* Там же : 134—135. *Deschampsia.* Там же : 300—306. *Molinia.* Там же : 331—332. *Nardus.* Там же : 428—432. *Eriophorum brachyantherum.* Там же : 522. *Cobresia.* Там же : 529—536. *Veratrum.* Там же : 607—616.

Fungi. Lichenes. Musci. Там же : 43—104. (Совместно с В. С. Говорухиным).

Carex. Там же : 537—598. (Совместно с И. В. Лариным и Ш. М. Агабабяном).

(Рец.). Карта растительности европейской части СССР и пояснительный текст к ней, 1950. — Бот. журн., 35, 4 : 311—415.

1951. Живые семена в почвах лугов окской поймы. В сб.: Вопросы кормодобывания. М., Сельхозгиз, 3 : 111—119.

О структуре луговых травостоев. Там же, 3 : 96—102.

К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках. Бот. журн., **36**, 6 : 643—645.

О методике изучения борьбы за существование в фитоценозах. Бюлл. МОИП, отд. биол., **56**, 2 : 74—78.

Чина луговая. В кн.: Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. М., Сельхозгиз : 261—267.

Chloranthaceae. Salicaceae. Myricaceae. Betulaceae. В кн.: И. В. Ларин и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 2 : 5—56. *Loranthaceae. Phytolaccaceae.* Там же : 73—76. *Polygonaceae.* Там же : 78—126. *Ranunculaceae. Menispermaceae. Magnoliaceae. Lauraceae.* Там же : 327—392. *Lathyrus.* Там же : 844—864.

1952. К вопросу о сельскохозяйственной климатологии. Изв. Всесоюзн. геогр. о-ва, **84**, 5 : 501—502. (Совместно с Л. Г. Раменским и И. А. Цаценкиным).

Новое руководство по луговодству. Кормовая база, 8 : 62—64.

Применение гербицидов для борьбы с луговыми сорняками. Там же, 4 : 22—27. (Совместно с Т. В. Зосимовской).

1953. Водяной рис. Кормовая база, 1 : 63.

К биологии щавеля конского (*Rumex confertus* Willd.). I. Семенное размножение щавеля конского. Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 6 : 47—54. (Совместно с Д. И. Алмазовой).

К методике изучения взаимных отношений между компонентами в смешанных посевах. Бот. журн., 38, 2 : 273—275.

Л. Г. Раменский. Бот. журн., 38, 5 : 773—788.

О статье Ю. П. Бялловича «К вопросу внутривидовых и межвидовых взаимоотношений». Бюлл. МОИП, отд. биол., 58, 3 : 90—91. (Подписано: «От редакции»).

Осенние работы на лугах. Пресс-бюро «Правды», бюлл. для районных газет, 165 : 1—2.

1954. Некоторые вопросы стационарного изучения луговых сообществ в целях разработки мероприятий по изменению их состава и урожайности. В кн.: Докл. на Совещ. по стационарным геоботаническим исследованиям. М.—Л., Изд-во АН СССР : 45—57.

Некоторые данные по вопросу использования борщевика сибирского, дягиля лекарственного и порезника промежуточного для силосования. В сб.: Вопросы производства кормов. М., Сельхозгиз, 4 : 99—105.

О причинах медленного развития молодых растений в луговых ценозах. Докл. АН СССР, **94**, 2 : 333—335. (Совместно с Д. И. Алмазовой).

Работы в области изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений в естественных ценозах. В сб.: Вопросы ботаники, М.—Л., Изд-во АН СССР, 2 : 651—663 (то же на франц. яз. : 664—675).

С. П. Смелов. Бот. журн., 39, 6 : 927—933.

1955. Борьба с сорняками на пойменных лугах. В кн.: Луговодство в поймах рек. М., Сельхозгиз : 119—142.

Природные условия пойм европейской части СССР. Там же : 7—51.

Меры борьбы с луговыми сорняками. В сб.: Повышение урожайности сенокосов и пастбищ. М., Сельхозгиз : 105—112.

Предисловие к русскому изданию. В кн.: С. Арчер, К. Банч. Луга и пастбища Америки. М., Изд-во иностр. лит-ры: 3—8. (Совместно с С. П. Смеловым).

Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. МОИП, отд. биол., **60**, 3 : 9—30.

1956. Введение. В кн.: Использование и улучшение сенокосов и пастбищ. М., Изд-во иностр. лит-ры : 5—13.

Некоторые данные о содержании всхожих семян в почвах луговых сообществ. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., Изд-во АН СССР : 481—499.

О жизненном цикле борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.). Бюлл. МОИП, отд. биол., **61**, 2 : 73—81.

Основные приемы борьбы с сорняками на сенокосах и пастбищах. В кн.: Справочник по сенокосам и пастбищам. М., Сельхозгиз : 245—248.

Характеристика основных видов сорняков на природных сенокосах и пастбищах. Там же : 134—153.

Применение гербицидов и арборицидов для улучшения сенокосов и пастбищ. Сб. иностр. с.-х. информации, 2 : 3—15.

Улучшение пастбищ в районах влажного умеренного климата. Там же, 8 : 3—11.

Применение гербицидов на сенокосах и пастбищах. Земледелие, 1 : 80—85.

Применение препарата 2,4-D для улучшения закустаренных пастбищ. Колхозн. производство, 9 : 25.

Hippocastanaceae. В кн.: И. В. Ларин и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.—Л., Сельхозгиз, 3 : 44—47. *Actinidiaceae*. Там же : 58—59. *Datiscaceae*. Там же : 67. *Onagraceae*. *Hydrocaryaceae*. *Cynomoriaceae*. *Araliaceae*. Там же : 72—87. *Ericaceae*. *Vacciniaceae*. *Diapensiaceae*. Там же : 194—218. *Gentianaceae*. *Menyanthaceae*. Там же. : 231—245. *Polemoniaceae*. Там же : 260—261. *Scrophulariaceae*. *Phrymaceae*. Там же : 345—386. *Lobeliaceae*. Там же : 419—420. *Grindelia*. *Bellis*. *Heteropappus*. Там же : 428—429. *Pseudolinosyris*. *Psichrogeton*. Там же : 431—432. *Erigeron*. Там же : 435—436. *Codonocephalum*. Там же : 442—444. *Adenocaulon*. *Telekia*. *Ambrosia*. *Xanthium*. *Siegesbeckia*. *Bidens*. Там же : 447—451. *Matricaria*. *Chamaemelum*. Там же : 463—465. *Tanacetum*. Там же : 469—474. *Crossostephium*. *Petasites*. Там же : 577—579. *Gundelia*. Там же : 593. *Cirsium*. Там же : 606—618. *Carduus*. *Alfredia*. *Amberboa*. *Cynara*. Там же : 622—627. *Centaurea*. *Grossheimia*. *Chartolepis*. *Acroptilon*. *Tetramorphaea*. *Eremopappus*. *Microlophus*. *Psephellus*. *Phalacrachena*. *Stizolophus*. Там же : 630—644. *Cichorium*. Там же : 646—649. *Heteracia*. *Leontodon*. *Picris*. Там же : 651—655. *Lagoseris*. *Taraxacum*. *Sonchus*. *Lactuca*. *Cicerbita*. Там же : 663—680. *Prenanthes*. *Hieracium*. Там же : 683—686.

Linosyris. Там же : 433—434. (Совместно с И. В. Лариным).

Umbelliferae. Там же : 87—192. (Совместно с Ш. М. Агабабяном и И. В. Лариным).

(Рец.). D. Brown. Methods of surveying and measuring vegetation, 1954. — Бот. журн., **41**, 9 : 1375—1379.

(Рец.). E. Klapp. Wiesen und Weiden, 1954. — Новые книги за рубежом, сер. В, 9 : 78—83.

(Рец.). Plant ecology, 1955. — Там же, 12 : 28—32.

(Рец.). N. Turner. Fertility pastures, 1955. — Там же : 12 : 86—90.

(Рец.). R. O. White a. al. Legumes in agriculture, 1953. — Там же, 4 : 114—115.

1957. Дикорастущие кормовые растения СССР. Вестн. с.-х. науки, 4 : 9—22• (Совместно с И. В. Лариным).

Основные виды изменчивости луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., **62**, 5 : 93—103.

Основные вопросы исследовательских работ по приемам борьбы с сорняками на сенокосах и пастбищах (тезисы докл.). М., изд. Секции кормопроизводства ВАСХНИЛ и ВНИИ кормов : 1—6.

Предисловие к русскому изданию. В кн.: Д. Браун. Методы исследования и учета растительности. М., Изд-во иностр. лит-ры : 5—8.

Применение гербицидов 2,4-Д и 2М-4Х для борьбы с сорняками на сенокосах и пастбищах. Бюлл. научно-техн. информ. ВНИИ кормов, 2—3 : 25—28. (Совместно с Т. В. Зосимовской и Д. И. Алмазовой).

Сенокосообороты. Земледелие, 8 : 77—84. (Совместно со С. П. Смеловым).

(Рец.). R. J. Donahue a. al. The range and pasture book, 1956. — Новые книги за рубежом, сер. В, 2 : 78—81.

(Рец.). F. S. Prince. Grassland farming in the humid Northeast, 1956. — Там же, 4 : 84—87.

(Рец.). G. H. Servis, G. H. Ahlgreen. Grassland farming, 1955. — Там же, 1 : 77—79.

(Рец.). H. Sthaehler. Erfolgreiche Mähweidewirtschaft, 1956. — Там же, 5 : 66—68.

(Рец.). The grasses and pastures of South Africa (ed. by D. Meridith), 1955. — Там же, 4 : 88—91.

(Рец.). A. Troughton. The underground organs of herbage grasses, 1957. — Там же, 5 : 62—63.

(Рец.). J. Weaver, F. W. Alberston. Grassland of the Great Plains, 1956. — Там же, 6 : 57—59.

1958. Временная инструкция по применению химических средств для борьбы с древесными и травянистыми нежелательными растениями на сенокосах и пастбищах. М., Изд-во МСХ РСФСР : 1—16. (Совместно с И. В. Шутовым).

Застосування хімичних методів боротьби з небажаними рослинами на сіножатях і пасовищах. В сб.: Наукова сесия з питань підвищення продуктивності природних кормових угідь Української РСР. Тези доповідей. Київ : 33—35.

Про Міжнародну нараду в Берліні но луківництву. Там же: 42—46. (Совместно с И. В. Лариным и Н. Г. Андреевым).

Изменение состава травостоя пойменного луга при внедрении борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.). Докл. АН СССР, **121**, 4 : 750—752.

К методике изучения содержания всхожих семян в почвах лугов. Бот. журн., **43**, 11 : 1572—1581.

О жизненном цикле лютиков едкого и золотистого (*Ranunculus acer* L. et *R. auricomus* L.). Бюлл. МОИП, отд. биол., **63**, 6 : 77—86.

О книге Р. Е. Левиной «Способы распространения плодов и семян». Там же, 3 : 167—171.

О некоторых вопросах луговодства и пастбищного хозяйства. Вестн. с.-х. науки, 11 : 96—102. (Совместно с И. В. Лариным и Н. Г. Андреевым).

О работах профессора В. И. Евсеева в области использования и улучшения степных кормовых угодий. Животноводство, 8 : 90—92.

Обзор работ VIII Международного конгресса по сенокосам и пастбищам. Сельское хозяйство за рубежом, 1 : 49—74. (Совместно с С. П. Смеловым и А. А. Щибря).

Семенное размножение растений на лугах. Вестн. с.-х. науки, 11 : 20—26.

Управление разногодичной изменчивостью луговой растительности. В сб.: Делегатский съезд Всесоюзн. бот. о-ва (май 1967). Тезисы докл., вып. 4, секция флоры и растит., Л., Изд-во АН СССР, 2 : 80—82.

Эффективность калийных удобрений на пойменных лугах. Бюлл. научно-техн. информ. ВНИИ кормов, 5 : 26—30.

Contributii la metodica alcatuirii scarilor ecologice. Anal. Romino-Societice, ser. Biol., 4 (39) : 131—144.

(Рец.). J. R. Harlan. Theory and dynamics of grassland agriculture, 1956. — Новые книги за рубежом, сер. В, 2 : 90—91.

1959. Влияние погремка (*Rhinanthus major* Ehrh.) на урожай и состав травостоя пойменного луга. Бюлл. МОИП, отд. биол., **64**, 6 : 105—107.

Значение работ Ч. Дарвина для изучения семенного размножения растений на лугах. Там же, 4 : 47—51.

К семидесятилетию Ивана Васильевича Ларина. Бот. журн., **44**, 6 : 884—896.

Луг. Малая Сов. энцикл., изд. 3, 5 : 713—715.

Международное совещание по луговодству в Берлине. Сельское хозяйство за рубежом, сер. Земледелие, 1 : 3—18.

О работах Г. Элленберга по каузальному изучению луговой растительности. Бот. журн. **44**, 5 : 634—638.

Повышение содержания бобовых растений в травостоях сеяных и природных сенокосов и пастбищ. В кн.: Сенокосы и пастбища (Методич. указания к постановке опытов по производству кормов). М., Изд-во МСХ СССР : 18—31. (Совместно с Н. С. Конюшковым).

Что считать лугом? Бот. журн., **44**, 1 : 35—43.

Die Vermehrung der Wiesenpflanzen durch Samen. In : Probleme des Grünlandes : Vorträge und Diskussionsbeiträge d. internationalen wiessenschaftlichen Tagung d. Deutschen Akademie d. Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin : 191—198.

The effect of reproduction by seed on the composition of meadow plant communities. In : Proceedings of the IX Intern. Bot. Congress. Montreal, 2 : 315—316.

(Рец.). P. Greig-Smith. Quantitative plant ecology, 1957. — Новые книги за рубежом, сер. В, 3 : 54—55.

(Рец.). Grassland handbook, 1957. — Там же, 8 : 45—46.

(Рец.). A. Kivimae. Chemical composition and digestibility of some grassland crops, 1959. — Там же, 9 : 52—54.

(Рец.). R. O. Whyte. The grassland and fodder resources of India, 1957. — Там же, 7 : 66—67.

1960. Вместо предисловия. В сб.: Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М., Изд-во МСХ СССР : 3—10 (Совместно с А. П. Мовсисянцем; анонимно).

Застосування хімічних методів боротьби з небажаними рослинами на сіножатях і пасовищах. В сб.: Підвищення продуктивності природных кормових угідь Українськоі РСР. Київ : 108—112.

Про Міжнародну нараду в Берліні з питань луківництва. Там же : 113—120. (Совместно с И. В. Лариным и Н. Г. Андреевым).

К биологии порезника промежуточного (*Libanotis intermedia* Rupr.). Тр. МОИП, отд. биол., 3, секц. бот. : 221—228.

Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, М.—Л., Изд-во АН СССР, **2** : 20—40.

Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. Там же : 249—262.

Методы определения продуктивности пастбищ. Сельское хозяйство за рубежом, сер. Животноводство, 7 : 8—15.

Некоторые данные по экспериментальному изучению сингенеза на лугах. Бюлл. МОИП, отд. биол., **65**, 3 : 63—76.

Новое руководство по методике геоботанических исследований. Там же, 4 : 132—137.

О флористической и ценотической полночленности ценозов. Докл. АН СССР, **130**, 3 : 671—673.

Some problems in increasing the proportion of leguminous species in permanent meadows. In : VIII Intern. Grassland Congress. Sessien 11A. То же в кн.: Proceedings of the Eighth Intern. Grassland Congress, 1960, Reading : 260—264 (издано в 1961 г.).

(Рец.). P. Dansereau. Biogeography, 1957. — Новые книги за рубежом, сер. В, 6 : 9—10.

(Рец.). The measurement of grassland productivity (ed. by J. D. Ivins). — Там же, 6 : 74—75.

1961. Восьмой Международный конгресс по луговодству. Вестн. с.-х. науки, 1 : 139—144. (Совместно с И. В. Лариным).

Влияние скашиваний и выпаса на растительность кормовых угодий. В кн.: Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. М., Сельхозгиз : 110—113.

Выбор опытного участка и подготовка к проведению опытов. Там же : 10—13.

Изучение динамики ботанического состава травостоев сенокосов и пастбищ. Там же : 83—87.

Изучение динамики обеспеченности растений запасными веществами. Там же : 136—141. (Совместно с А. Р. Чепиковой).

Изучение основных элементов сенокосооборота. Там же : 167—174.

Изучение структуры травостоев на сенокосах и пастбищах. Там же : 88—93.

Определение численности живых семян, находящихся в почве и на ее поверхности, на сенокосах и пастбищах. Там же : 119—123.

Повышение содержания бобовых растений в травостоях сеяных и природных сенокосов и пастбищ. Там же : 202—210. (Совместно с Н. С. Конюшковым).

Разработка мер борьбы с сорняками на сенокосах и пастбищах. Там же : 245—252.

Семенное размножение растений на сенокосах и пастбищах. Там же : 114—118.

Учет дождевых червей в почве сенокосов и пастбищ. Там же : 146—148.

Опыты по борьбе с грибными болезнями зимующих кормовых трав. Сельское хозяйство за рубежом, сер. Растениеводство, 10 : 60—61.

Предисловие к русскому изданию. В кн.: Э. Клапп. Сенокосы и пастбища. М., Сельхозиздат : 5—10.

Сельскохозяйственные научно-исследовательские учреждения Англии. Вестн. с-х. науки, 2 : 146—152. (Совместно с И. В. Лариным).

(Рец.). A. H. Könekamp. Der Grünlandbetrieb, Gegenwartsund-und Zukunftfragen für den Praktiker, 1959. — Новые книги за рубежом, сер. В, 12 : 46—48.

(Рец.). A. Voisin. Boden und Pflanze. Schicksal für Tier und Mensch, 1959. — Там же, 12 : 45—46.

(Рец.). A. Voisin. Dynamique des herbages, 1960. — Там же, 3 : 56—58.

1962. Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В сб. бот. работ. Белорусск. отд. ВБО: Геоботанич. изучение лугов. Минск : 5—17.

К методике проведения опытов на лугах. В сб.: Тезисы докл. научн. конф. по вопросам экспериментальной геоботаники. Казань : 81—83.

Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 67, 2 : 108—116.

(Рец.). Новая работа о сопряженности растений в ценозах. Там же : 134—136.

(Рец.). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. Пробл. бот., 6 : 103—109.

1963. Биологические и экологические основы рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ. В кн.: В. А. Бориневич и др. Природные сенокосы и пастбища. М.—Л., Сельхозиздат : 11—93.

Борьба с сорными растениями. Там же : 244—253.

Влияние удобрений на бобовые в травостое краткопойменного луга. Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 6 : 68—76. (Совместно с Н. П. Крыловой).

8-й Международный конгресс по луговодству. В сб.: Новое в улучшении и использовании сенокосов и пастбищ. М., Сельхозиздат : 5—18.

К методике проведения опытов на лугах. Вестн. с.-х. науки, 6 : 120—125.

Работы А. П. Шенникова в области луговедения. Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 3 : 134—141.

Улучшение лугов в районах достаточного увлажнения. Земледелие, 12 : 19—26.

(Рец.). Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США). Бюлл. МОИП, отд. биол., 68, 4 : 147—151.

(Рец.). W. Davies. The grass crop, 1960. — Новые книги за рубежом, сер. В, 3 : 63—65.

(Рец.). Range research, 1962. — Там же, 6 : 68—70.

1964. К биологии монокарпичных многолетних луговых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 6 : 47—55.

Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. В кн.: Полевая геоботаника. М.—Л., «Наука», 3 : 132—145.

Применение удобрений на сенокосах и пастбищах в зарубежных странах. В сб.: Перспективы химизации сенокосов и пастбищ. М. : 177—230.

Работы по методике изучения растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 2 : 142—144.

Структура полидоминантных луговых ценозов. В кн.: Программа и тезисы докл. научн. конф., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту : 76—78.

Peculiarities of the structure of polydominant meadow communities. In: Tenth Intern. Bot. Congress. Abstracts of papers : 272.

(Рец.). A review of nitrogen in the tropics with particular reference to pasture, 1963. — Новые книги за рубежом, сер. В, 5 : 71—73.

(Рец.). P. Greig-Smith. Quantitative plant ecology, 1964. — Там же, 9 : 19—21.

(Рец.). E. P. Odum. Ecology, 1963. — Там же, 12 : 5—7.

(Рец.). M. H. Vickar, J. S. McVickar. Approved practices in pasture management, 1963. — Там же, 7 : 73—75.

1965. Вопросы улучшения лугов в Швейцарии. В кн.: Рациональное использование и улучшение сенокосов и пастбищ. (Материалы пленума 22—27 июня 1964 г.). М. : 259—269.

Вопросы фитоценологии на 10-м Международном ботаническом конгрессе. Бюлл. МОИП, отд. биол., **70**, 2 : 149—153.

Длительное применение калийных удобрений на краткопоемном лугу. Вестн. с.-х. науки, 3 : 50—55. (Совместно с Н. П. Крыловой).

Значение отдельных форм воздействия растений на среду в определении состава и соотношения компонентов луговых ценозов. В сб.: Проблемы соврем. бот. М—Л., «Наука», **1** : 278—282.

Значение семенного размножения растений в определении урожая, состава и структуры луговых ценозов. Уч. зап. Ульяновск. пед. ин-та, **20**, 6 : 158—172.

К 60-летию со дня рождения Ивана Афанасьевича Цаценкина. Бот. журн., **50**, 11 : 1654—1659.

О влиянии отдельных видов бобовых на урожай и состав травостоя краткопойменного луга. Бюлл. МОИП, отд. биол., **70**, 6 : 80—91. (Совместно с Н. П. Крыловой).

О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Бот. журн., **50**, 10 : 1396—1408.

О некоторых вопросах биогеоценологии. Бот. журн., 50, 7 : 1015—1022.

Предисловие. В кн.: М. Х. и Д. С. Мак-Виккар. Практическое руководство по улучшению пастбищ. М., «Колос» : 5—9.

Производство и применение удобрений в Швейцарии. Агрохимия, 2 : 156—164. (Совместно с А. Г. Андреевым и др.).

Пятый Международный конгресс по удобрениям. Агрохимия, 1 : 136—142. (Совместно с И. Г. Важениным и др.).

Экспериментальное изучение продуктивности и состава травянистых ценозов. В сб.: Экспериментальная геоботаника. Казань : 206—252.

Эффективность удобрения на лугах. Вестн. с.-х. науки, 8 : 150—151. (Совместно с И. В. Лариным и Н. Г. Андреевым).

(Рец.). J. Barner. Experimentelle Ökologie des Kulturpflanzenbaues, 1965. — Новые книги за рубежом, сер. В, 12 : 68—70.

(Рец.). W. Kreil, F. Berg. Neuzeitliche Weidewirtschaft, 1964. — Там же, 2 : 72—73. (Совместно с А. В. Андреевым).

1966. Влияние азотных удобрений на качество травы. Луга и пастбища, 1 : 39—42.

Влияние отдельных видов бобовых на урожай и ботанический состав травостоя пойменного луга. Агрохимия, 4 : 54—58.

X Международный конгресс по луговодству. Луга и пастбища, 5 : 41—42. (Совместно с И. В. Лариным).

Изучение травяных биогеоценозов. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований, М., «Наука» : 299—312.

Итоги и перспективы научно-исследовательских работ по горным сенокосам и пастбищам СССР. В сб.: Использование и улучшение горных пастбищ и сенокосов. М., изд. ВАСХНИЛ : 3—6. (Совместно с И. А. Цаценкиным и Н. С. Конюшковым).

Удобрение горных лугов в странах Западной Европы. Там же: 67—70.

К истории швейцарской геоботанической школы. Бот. журн., **51**, 7 : 1029—1034.

Краткий очерк научной, педагогической, научно-организационной и общественной деятельности (А. П. Шенникова). В кн.: А. П. Шенников. М., «Наука» (Материалы к биобиблиографии ученых СССР, сер. биол. наук, бот., вып. 8) : 10—21. (Совместно с Н. В. Дылисом).

Методика опытов с удобрениями на пастбищах. Вестн. с.-х. науки, 7 : 103—107.

Некоторые вопросы применения азотных удобрений на лугах. Сельское хозяйство за рубежом, сер. Растениеводство, 7 : 61—64. То же. Сельское хозяйство Казахстана, 9 : 43—44.

Некоторые вопросы теории и практики применения азотных удобрений на лугах. Международн. с.-х. журн., 3 : 64—66 (то же на нем. яз. : 285—287).

О динамичности сочетаемости видов в луговых фитоценозах. Докл. АН СССР, **168**, 2 : 463—466.

О лугах Голландии в связи с вопросом о влиянии азотных удобрений на луговую растительность. Бот. журн., **51**, 3 : 458—462.

Об антропогенных и инвазионных флуктуациях луговых ценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., **71**, 5 : 100—106.

Об эколого-биологическом и ценотическом своеобразии видов на примере луговых растений. В сб.: Естественные кормовые угодья СССР (Тр. МОИП, 27) : 139—153.

Основные приемы борьбы с сорняками на сенокосах и пастбищах. В кн.: Справочник по сенокосам и пастбищам. Изд. 2, М., «Колос» : 182—184.

Характеристика основных видов сорняков на природных сенокосах и пастбищах. Там же : 112—123.

Применение безводного аммиака на лугах. Агрохимия, 3 : 151—154.

An attempt to determine the effect of differents legumes on yields and botanical composition of swards in natural meadows. In: Proceedings X Intern. Grassland congress : 835—838.

Peculiarities of the structure of polydominant meadow communities. Vegetatio, **13**, 3 : 109—116.

Some problems of nitrogen fertilization in flood meadows. In : Proceedings of the First General Meeting of the European Grassland Federation : 109—119.

(Рец.). Grasses and grasslands (ed. by C. Bernard), 1964. — Новые книги за рубежом, сер. В, 1 : 83—87.

(Рец.).Papers on grassland botany, 1965. — Бот. журн., **51**, 11 : 1657—1659.

1967. Вопросы интродукции и введения в культуру дикорастущих кормовых растений в работе X Международного конгресса по луговодству. Раст. ресурсы, 3, 2 : 294—298.

Запасные вещества и формирование урожая многолетних трав. Сельское хозяйство за рубежом, сер. Растениеводство, 8 : 46—52.

Обсуждение проблем применения азота в луговодстве на второй Генеральной сессии Европейской луговой федерации. Там же, 11 : 46—48.

Сенокосы и пастбища Финляндии. Там же, 2 : 58—64.

Некоторые актуальные вопросы луговедения и луговодства. Бот. журн., 52, 9 : 1238—1244.

О биогеоценотическом подходе к разработке научных основ луговодства. Журн. общ. биол., **28**, 5 : 557—566.

Организация производства кормов в центральных и северо-западных районах СССР. В кн.: Сессия ВАСХНИЛ по технологии производства молока и мяса в европейской части СССР. Тезисы докл., ч. **1**, М. : 91—95.

Основные направления в улучшении и использовании пастбищ за рубежом. Луга и пастбища, 4 : 26—27.

Первое общее собрание Европейской луговой федерации (Отчет советской с.-х. делегации). М. : 1—74. (Совместно с Т. Р. Годлевской и Г. И. Чернеускас).

Предисловие к русскому изданию. В кн.: П. Грейг-Смит. Количественная экология растений. М., «Мир» : 5—11. (Совместно с А. А. Урановым).

(Рец.). В. Н. Голубев. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи, 1962; Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи, 1965. — Бот. журн., **52**, 3 : 413—420. (Совместно с В. М. Свешниковой и И. Г. Серебряковым).

(Рец.). Ценное исследование по теоретическим основам луговодства. Вестн. с.-х. науки, 2 : 158. (Совместно с И. В. Лариным и А. П. Мовсисянцем).

(Рец.). J. Braun-Blanquet. Pflanzensoziologie, 1964. — Бот. журн., **52**, 12 : 1804—1806.

(Рец.). H. Ellenberg. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen kausaler, dynamischer und historischer Sicht, 1963. E. Klapp. Grünlandvegetation und Standort nach Beispielen aus West-, Mittel- und Süddeutschland, 1965. — Бот. журн., 52, 1 : 123—128.

(Рец.). Grasses and grasslands (ed. by Moore), 1966. — Новые книги за рубежом, сер. В, 3 : 71—73.

(Рец.).The growth of cereales and grasses (ed. by F. L. Milthorpe a. J. D. Ivens), 1966. — Там же, 2 : 65—68.

1968. Вторая генеральная сессия Европейской луговой федерации. Луга и пастбища, 1 : 36.

Вторая Генеральная сессия Европейской луговой федерации. М., Изд. МСХ СССР (Серия: С.-х. наука и практика за рубежом) : 1—37. (Совместно с Т. Р. Годлевской и др.). [На обложке «1969»].

X Международный конгресс по луговодству. М., Изд. МСХ СССР (та же серия, вып. 30 (121)) : 1—100. (Совместно с Т. Р. Годлевской и др.).

Значение запасных веществ для формирования урожая при отрастании многолетних травянистых растений. Сб. научн. тр. Эстонской с.-х. акад., 59 : 3—14.

Некоторые вопросы изучения структуры подземной части луговых ценозов. В сб.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л., «Наука» : 165—168 (то же на англ. яз. в одноименном сб. : 162—164.)

Новые данные о градиентном анализе растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., **73**, 3 : 140—144.

Пути улучшения природных кормовых угодий Тюменской области. В сб.: Вопросы с.-х. мелиорации Тюменской обл. Тюмень : 337—346.

Работы В. Н. Сукачева по изучению лугов, степей и травянистых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., **73**, 1 : 5—25.

Флюктуационная изменчивость фитоценозов. В сб.: Материалы по динамике растительного покрова. Владимир : 5—8.

Экспериментальное изучение травянистой растительности. Пробл. бот., 10 : 162—175.

(Рец.). Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений, 1967. Бот. журн., 53, 7 : 999—1003.

1969. Биологические и экологические основы рационального использования и улучшения сенокосов и пастбищ. В кн.: Сенокосы и пастбища. Л., «Колос» : 10—83.

Борьба с сорными растениями. Там же : 229—239.

Итоги изучения семенного размножения на лугах в СССР. Бот. журн., 54, 6 : 817—833.

К 80-летию академика ВАСХНИЛ Ивана Васильевича Ларина. Вестн. с.-х. науки, 6 : 115—116.

Краткий очерк научной, педагогической и общественной деятельности И. В. Ларина. В кн.: Академик ВАСХНИЛ И. В. Ларин. Биографо-библиографические материалы. Л. : 9—22.

Некоторые вопросы изучения ценотических популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 1 : 141—149.

Некоторые итоги исследований биологических основ луговодства в СССР. В сб.: Материалы Всесоюзн. конф. по кормопроизводству. М. : 51—59.

О консорциях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 4 : 109—116.

О некоторых процессах, протекающих в травостое при внесении удобрений. Луга и пастбища, 3 : 32—33.

Основные вопросы обеспечения кормами крупного рогатого скота в Белорусской, Литовской, Латвийской, Эстонской республиках и Северо-Восточном и Волго-Вятском экономических районах РСФСР. В кн.: Технология производства молока и мяса в европейской части СССР. М. : 270—279.

Удобрение горных лугов в странах Западной Европы. В сб.: Горные луга, их улучшение и использование. М., «Колос» : 116—126.

Шаварш Мнацканович Агабабян. — Бот. журн., 54, 5 : 792—794.

On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. Vegetatio, Acta Geobotanica, 19, 1—6 : 87—95.

Plant regeneration from seed in meadows of the USSR. Herbage Abstracts, 39, 4 : 269—277.

(Рец.). В. Г. Карпов. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги, 1969. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 6 : 143—146.

(Рец.). C. A. Black. Soil—plant relationships, 1968. — Новые книги за рубежом, сер. B, 12 : 54—55.

(Рец.). H. Walter. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, Bd. 2, 1968. — Там же, 6 : 12—13.

(Рец.). H. Walter. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, Bd. 1, 1964 (русск. перевод, 1968); Bd. 2, 1968. — Бот. журн., 54, 11 : 1755—1759.

1970. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 2 : 68—75.

Некоторые закономерности влияния удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. Тр. МОИП, 38 : 137—153.

Памяти Ивана Григорьевича Серебрякова. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 1 : 5—19. (Совместно с Н. П. Соколовой и В. Н. Тихомировым).

Подготовка «Биологической флоры» Московской области. Бот. журн., 55, 10 : 1548—1553. (Совместно с И. А. Губановым и В. Н. Тихомировым).

Работы А. К. Каяндера в области луговедения. Бот. журн., 55, 1 : 114—120.

(Рец.). S. C. Pandeya, G. S. Puri, J. S. Singh. Research methodes in plant ecology, 1968. — Новые книги за рубежом, сер. B, 3 : 9—10.

1971. Влияние образования льда в почве и на ее поверхности на луговые растения. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 1 : 120—134.

Изучение динамики ботанического состава травостоев сенокосов и пастбищ. В кн.: Методика опытов на сенокосах и пастбищах, ч. 1, М. (ВНИИ кормов) : 122—125.

Изучение жизненного цикла, продолжительности жизни растений и семенного их размножения. Там же : 154—169.

К методике определения площади выявления численности особей *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. В сб.: Количественные методы анализа растительности, 2, Рига : 235—240. (Совместно с Н. И. Сауриной).

Некоторые подходы к анализу данных многолетних наблюдений на постоянных квадратах в луговых фитоценозах. Там же : 230—234.

К методике экспериментального изучения луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 76, 2 : 123—135.

О двух новых учебниках синэкологии растений. Там же, 6 : 148—152.

Памяти Василия Сергеевича Говорухина. Там же, 5 : 140—147. (Совместно с В. С. Новиковым и А. А. Урановым).

Численность и возрастной спектр некоторых ценотических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. Бот. журн., 56, 4 : 476—484. (Совместно с Н. И. Сауриной).

Численность придаточных корней как признак структуры луговых фитоценозов. Докл. АН СССР, 201, 1 : 246—249. (Совместно с А. П. Деминым).

(Рец.). Биокомплексные исследования в Казахстане, чч. 1—2, 1069. — Бот. журн., 56, 3 : 449—451.

(Рец.). H. Kugler. Blütenökologie, 1970. — Новые книги за рубежом, сер. А, 5 : 13—14.

1972. Изучение лугов с целью разработки биогеоценологических основ луговодства. Бот. журн., 57, 7 : 737—749.

Изучение растительного и животного мира в СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 6 : 5—7. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов. В кн.: Полевая геоботаника. Л., «Наука», 4 : 95—136.

Мозаичность луговых фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 4 : 104—117.

Некоторые особенности пойменных луговых биогеоценозов. В сб.: Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Уфа : 111—117.

О наименовании ассоциаций со сменяющимися в течение вегетационного сезона или от года к году доминантами. Вестн. МГУ, биол., почв., 2 : 113—115.

Разработка теоретических проблем фитоценологии в трудах исследователей лугов СССР. Там же, 6 : 43—51.

Работы В. В. Алехина по изучению луговой растительности. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 1 : 147—153.

Экспериментальное изучение ценотических популяций. В сб.: Симпозиум «Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ». Л., «Наука» : 5—7.

Consortia, the importance of their study for phytocenology. Folia Geobot. et Phytotaxon., 7 : 1—8.

(Рец.). Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, v. 1—5, 1966—1970. — Бот. журн., 57, 5 : 560—561.

(Рец.). E. Klapp. Wiesen und Weiden. Eine Grünlandlehre, 1971. — Новые книги за рубежом, сер. В, 2 : 65—66.

(Рец.). R. Knapp. Einführung in die Pflanzensoziologie, 1971. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 6 : 152—153.

1973. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., «Наука» : 1—178.

К 70-летию Гуго Эдгаровича Гроссета. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 6 : 135—136. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

Луга как биогеоценозы. В сб.: Проблемы биогеоценологии. М., «Наука» : 189—197.

Некоторые вопросы изучения консорций. Журн. общ. биол., 34, 3 : 407—416.

Несколько замечаний о книге Одума «Основы экологии». Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 5 : 154—158.

О научной работе кафедры геоботаники биолого-почвенного факультета МГУ (за 1968—1972 гг.). Вестн. МГУ, биол., почв., 4 : 115—123. (Совместно с И. А. Губановым).

Предисловие к русскому изданию. В кн.: К. А. Блэк. Растение и почва. М., «Колос» : 3—4.

Факторы устойчивости наземных фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4 : 67—76.

(Рец.). E. P. Odum. Fundamentals of ecology, 1971. — Новые книги за рубежом, сер. В, 6 : 9—11.

(Рец.). D. W. Shimwell. Description and classification of vegetation, 1971. — Там же, 7 : 26—27.

1974. Влияние агротехнических приемов на состав фитоценозов сеяных суходольных лугов. Вестн. МГУ, сер. биол., почв., 1 : 57—64. (Совместно с Н. В. Гребенщиковой).

Выдающийся ученый-луговод (памяти академика ВАСХНИЛ И. В. Ларина). В сб.: Кормопроизводство, М., «Колос», 9 : 56—60.

Исследования по теории управления составом луговых растительных сообществ. Там же : 36—43.

Изучение луговых биогеоценозов. В кн.: Программа и методика биогеоценологических исследований. М., «Наука» : 318—331. (Совместно с К. А. Малиновским).

К 90-летию И. Браун-Бланке. Бот. журн., 59, 11 : 1709—1710. Консорция как структурная единица биогеоценоза. Природа, 2 : 26—35. Луга как биогеоценозы. Докл. МОИП, сер. зоол. и бот., октябрь 1971—июнь 1972 : 48—50.

Луг. Большая Сов. энцикл., изд. 3, 15 : 44 (столбцы 118—120).

Луговедение Там же : 45 (столбцы 122—123).

Луговедение. Учебник для студентов университетов. М., Изд-во МГУ : 1—384.

Луговодство. Учебник для с.-х. институтов. Л., «Колос». (Совместно с И. В. Лариным и др.).

Некоторые вопросы изучения почвы как компонента биогеоценоза. Вестн. МГУ, сер. биол., почв., 3 : 10—18.

О биогеоценологических исследованиях в СССР в 1972 г. Изв. АН СССР, сер. биол., 1 : 111—124. (Совместно с Н. В. Дылисом и др.).

О современном состоянии изучения аллелопатии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79, 4 : 71—84.

Памяти Сергея Петровича Смелова. Бот. журн., 59, 4 : 615—619.

Примерный план описания отдельных родов и видов растений в «Биологической флоре Московской области». В сб.: Биологич. флора Моск. обл., вып. 1, М., Изд-во МГУ : 205—208. (Совместно с И. А. Губановым и В. Н. Тихомировым).

50 лет подготовки геоботаников в Московском государственном университете. Вестн. МГУ, сер. биол., почв., 2 : 118—122.

Растительные сообщества. В кн.: Жизнь растений, М., «Просвещение», 1 : 99—116.

Условия проявления аллелопатии в фитоценозах. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 811—820.

Differences between fluctuations and successions. Examples in grassland phytocenoses of the USSR. In: Handbook of vegetation science. The Hague, 7 : 21—24.

Effect of longterm fertilization on the underground parts of meadow plants and phytocenoses. In: II Internationales Symposium Okologie und Physiologie des Wurzelwachstums, Berlin : 243—246 (Совместно с А. П. Деминым).

(Рец.). M. B. Usher. Biological management and conversation. Ecological theory, 1973. — Новые книги за рубежом, сер. В, 4 : 12—13.

(Рец.). S. Winkler. Einfürung in die Pflanzenökologie, 1973. — Там же, 1 : 18—19.

(Рец.). H. Walter. Allgemeine Geobotanik, 1973. — Бот. журн., 59, 11 : 1693—1694.

Книги, опубликованные под редакцией Т. А. Работнова

С. Арчер, К. Банч. Луга и пастбища Америки. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1955. 348 стр. (Совместно с С. П. Смеловым).

Использование и улучшение сенокосов и пастбищ. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1956. 476 стр.

Д. Браун. Методы исследования и учета растительности. М., Изд-во иностр. лит-ры, 1957. 316 стр.

Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. (Тр. МОИП, отд. биол., т. 3, секция бот.). М., 1960, 334 стр.

Э. Клапп. Сенокосы и пастбища. М., Сельхозидзат, 1961. 614 стр.

Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. М., Сельхозиздат, 1961, 288 стр. (Совместно с Н. С. Конюшковым и И. А. Цаценкиным).

Новое в улучшении и использовании сенокосов и пастбищ. (Материалы 8-го Международного лугопастбищного конгресса). М., Сельхозиздат, 1963, 552 стр.

Естественные кормовые угодья СССР. (Очерки по теории фитоценоза и методике его изучения). (Тр. МОИП, отд. биол., т. 27, секция бот.). М., «Наука», 1966. 224 стр.

П. Грейг-Смит. Количественная экология растений. М., «Мир», 1967. 360 стр. (Совместно с А. А. Урановым).

Н. С. Котелина. Динамика луговой растительности долины реки Вычегды. Л., «Наука», 1967. 85 стр.

Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. (К 90-летию со дня рожд. акад. В. Н. Сукачева). (Тр. МОИП, т. 38). М., «Наука», 1970, 264 стр.

Ю. Е. Алексеев и др. Травянистые растения СССР, тт. 1—2. М., «Мысль», 1971. 488+310 стр.

И. А. Губанов, Б. А. Старостин, В. Н. Тихомиров. Флора и растительность Московской области. (История изучения и аннотированная библиография). М., Изд-во МГУ, 1972. 288 стр.

К. А. Блэк. Растение и почва. М., «Колос», 1973. 504 стр.

Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973. 232 стр. (Совместно с Е. М. Лавренко).

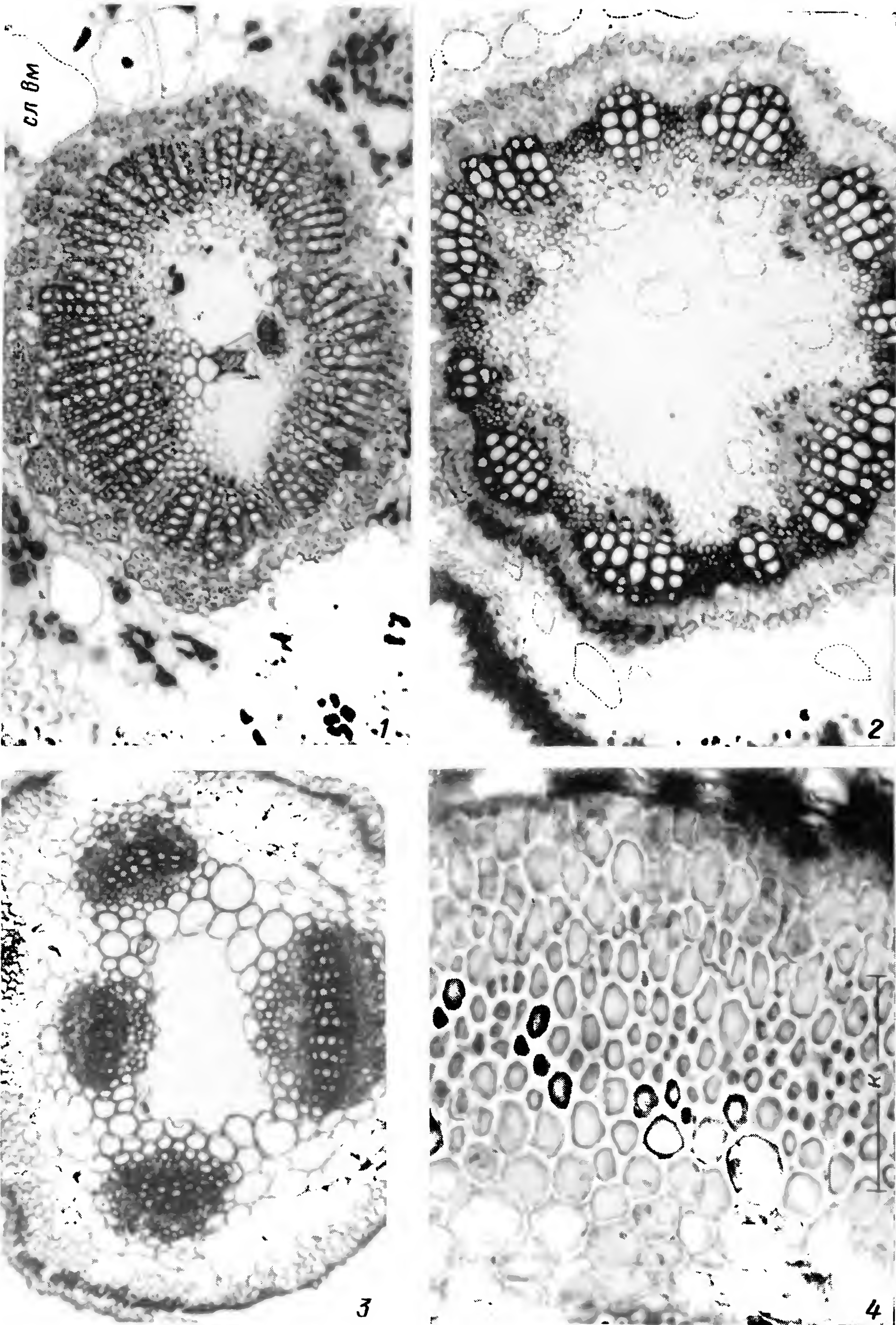
Биологическая флора Московской области, вып. 1. М., Изд-во МГУ, 1974, 216 стр. (Совместно с И. А. Губановым и М. Г. Вахрамеевой).

Г. Вальтер. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика, т. 2. М., «Прогресс», 1974. 424 стр.

И. А. Губанов, Е. М. Лавренко, В. Н. Тихомиров.

Московский государственный университет
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 4 III 1975.



Строение черешка на поперечных срезах.

сл вм — слизевое вместилище, *к* — колленхима. *1* — *Dicellostyles axillaris*, *2* — *Kydia calycina*, *3* — *Decaschistia trilobata*, *4* — фрагмент коры у *Dicellostyles axillaris*.

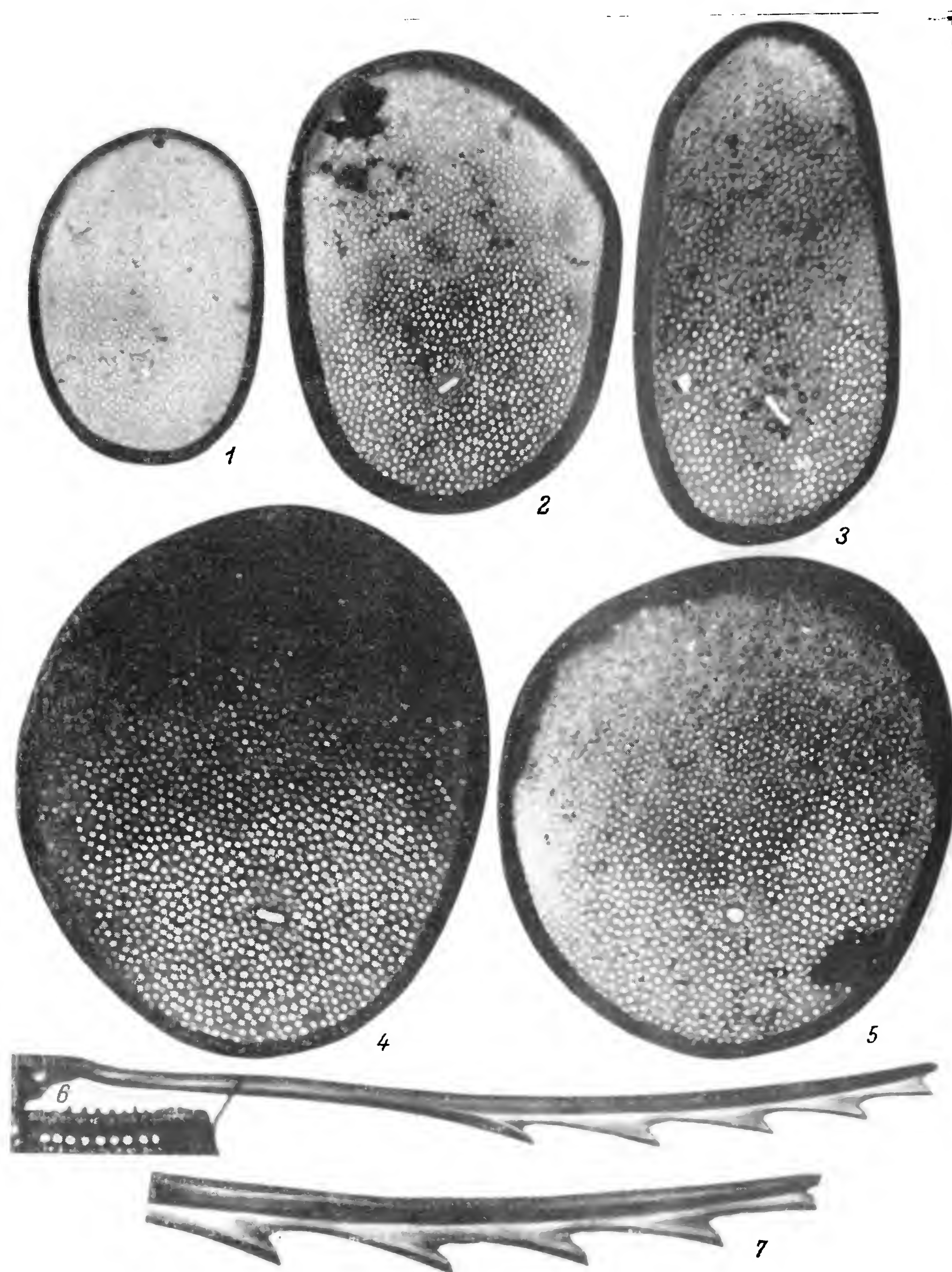


Таблица I

1—7 — Mallomonas caudata (*1, 6* — ×2770; *2, 3, 7* — ×4000; *4, 5* — ×10 000).[2]
Здесь и на остальных фотоснимках приведено увеличение микроскопа при съемке объекта.
Фотографии на табл. I и II уменьшены на 1/3, а на табл. III и IV на 1/4 по сравнению с оригинальными снимками.

К стр. 1292.

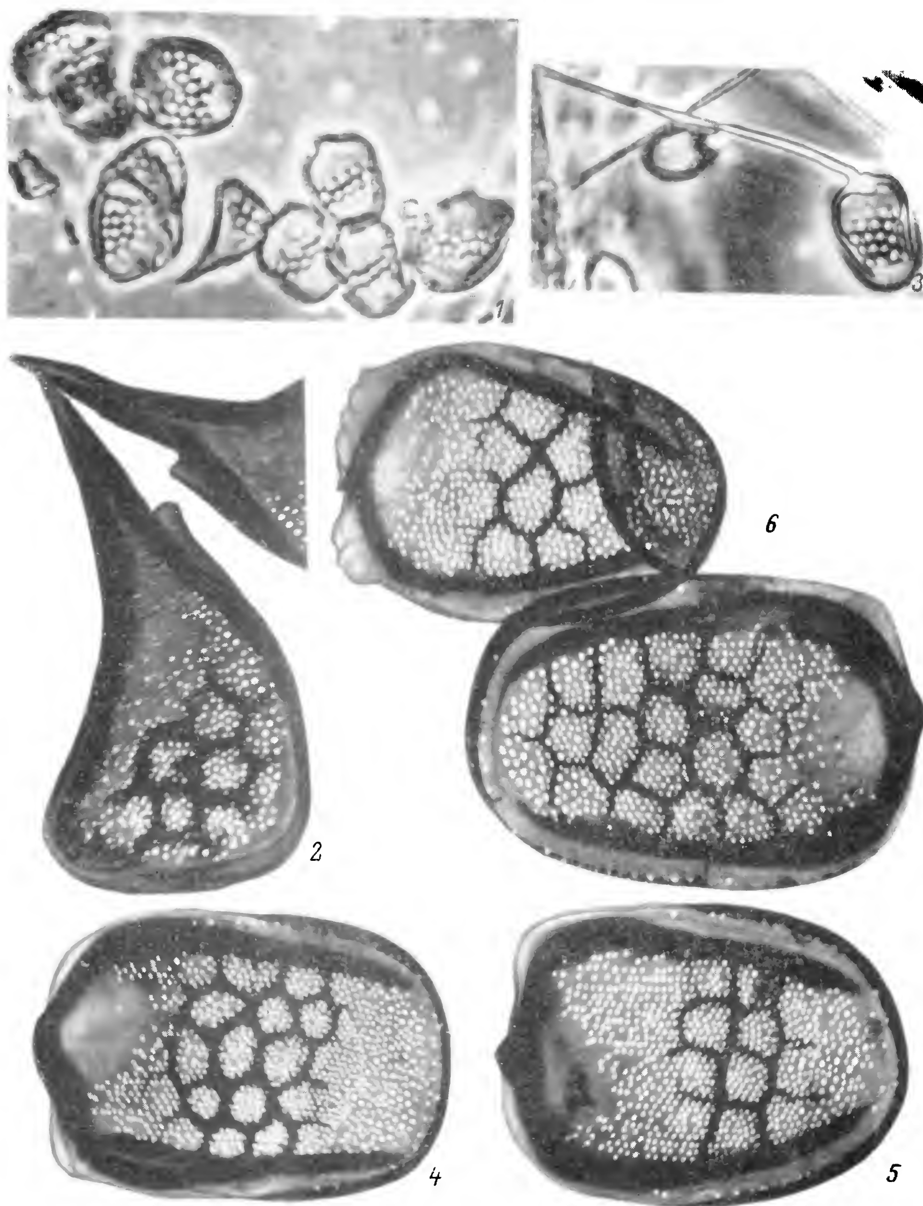


Таблица II

1—6 — *Mallomonas punctifera* (*1*, *3* — световая микроскопия, ×1000; *2*, *4—6* — ×4000).

К стр. 1292.

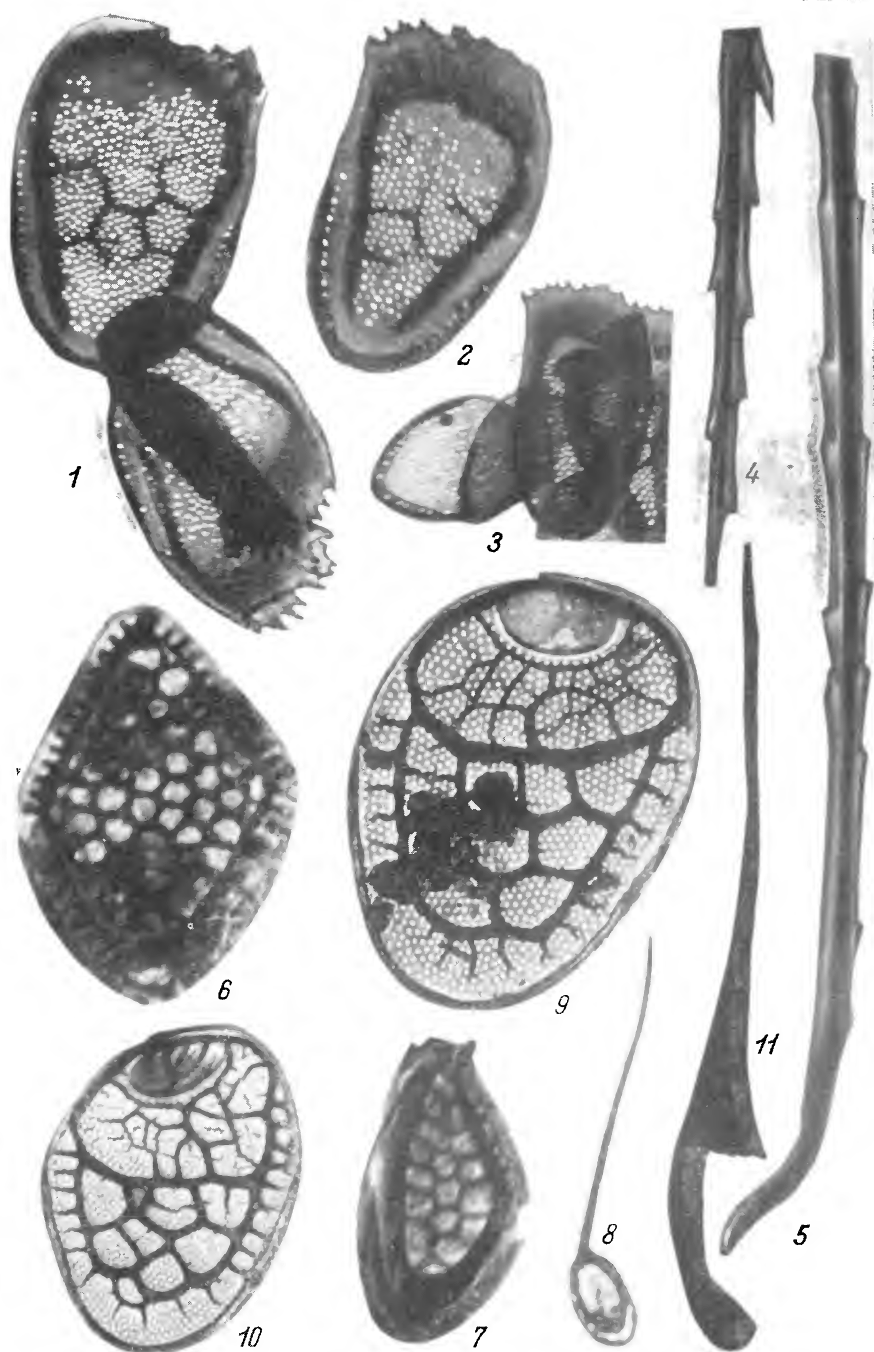


Таблица III

1—5 — Mallomonas punctifera; 6—8 — M. eoa; 9—11 — M. heterospina (*1—5, 10* — ×4000; *6, 7, 9, 11* — ×5000; *8* — ×2770).

К стр. 1294.

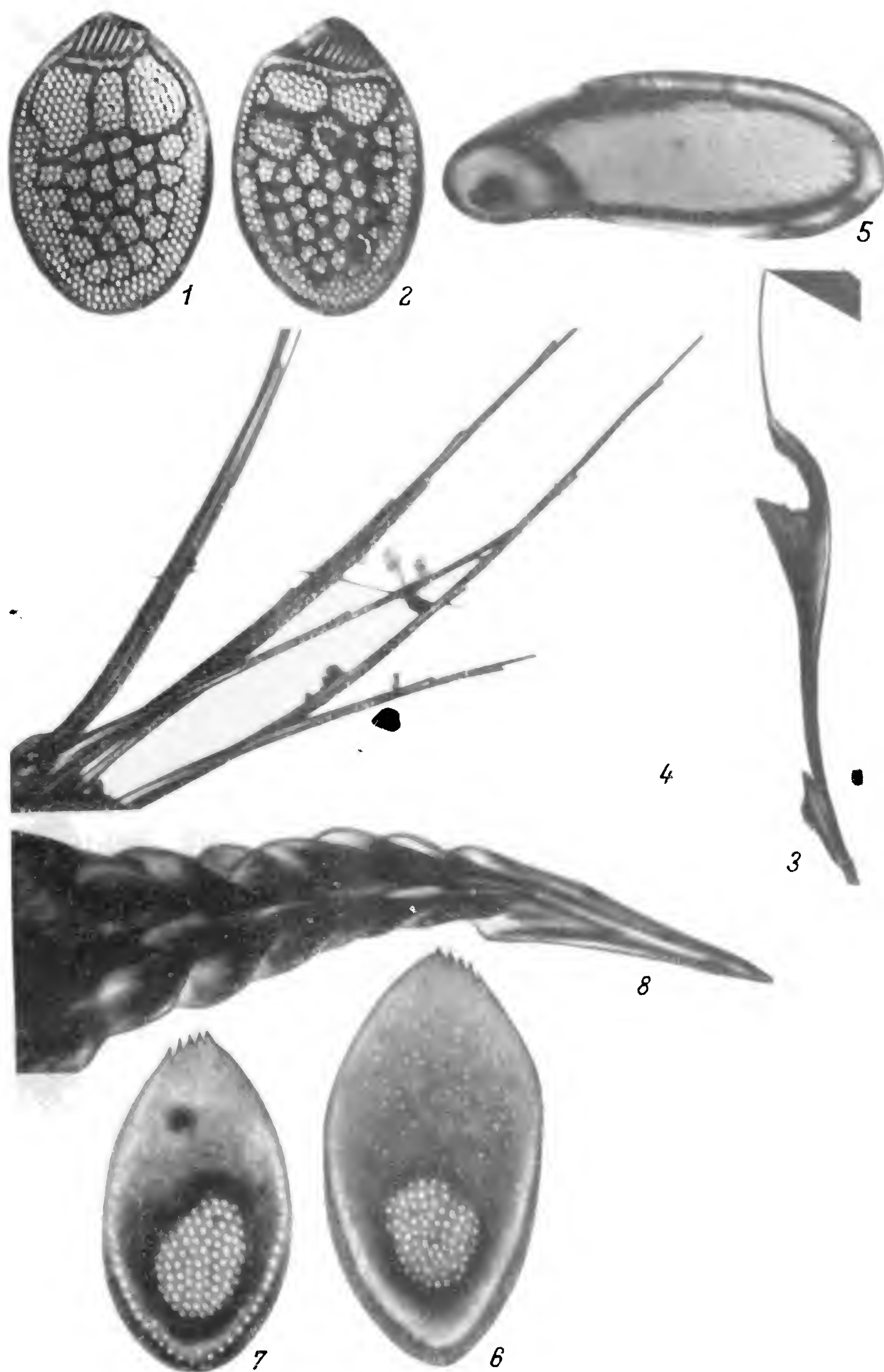


Таблица IV

1—3 — Mallomonas multiunca; 4—8 — M. acrocomos (1—7 — ×4000; 8 — ×1280).

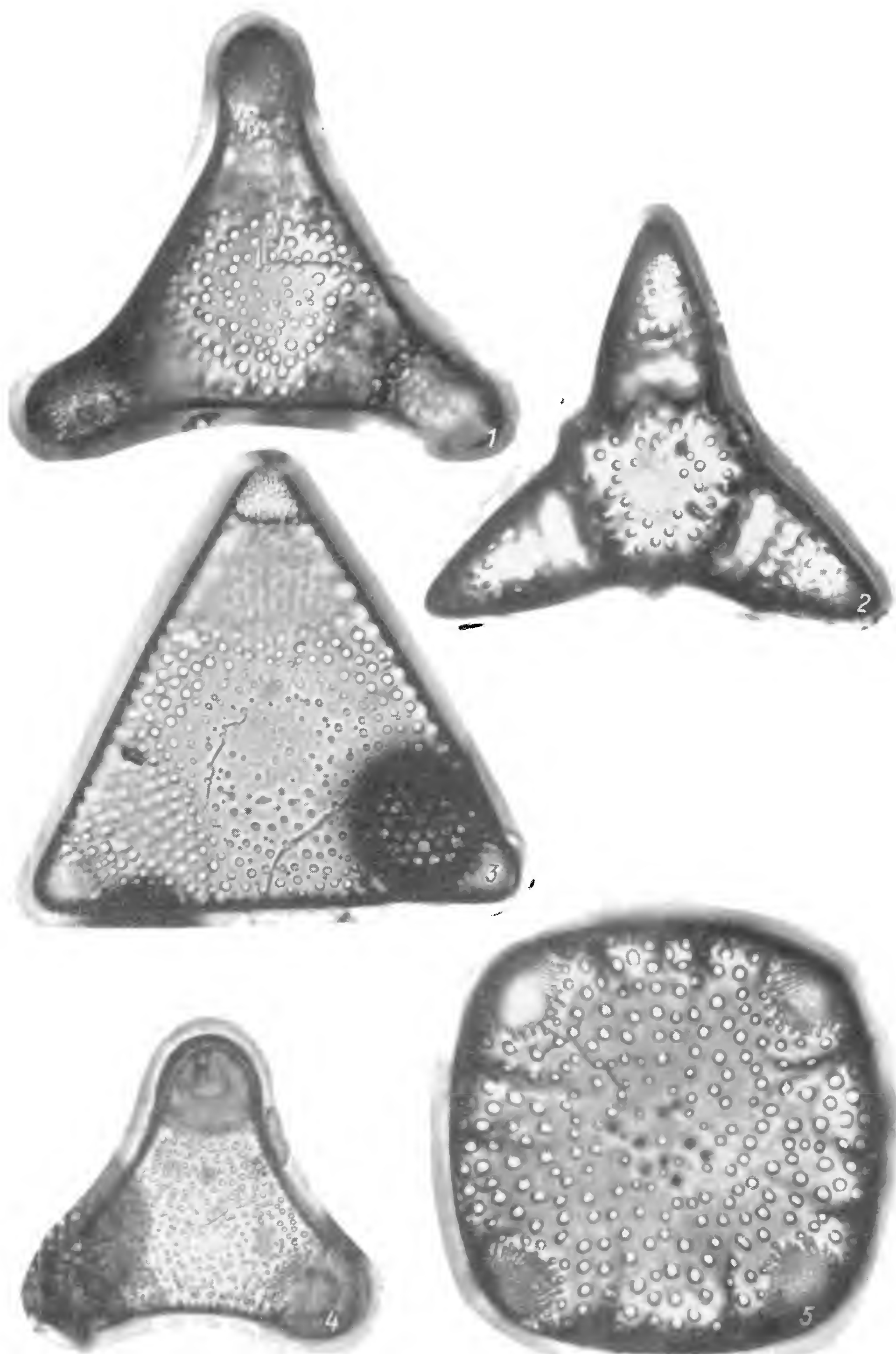


Таблица I

1 — *Sheshukovia kolbei* var. *uralensis* (Jousé) Gles. Восточный склон Урала, нижнеталицкая подсвита, нижний палеоцен; *2* — *Sh. archagelskiana* (Witt) Gles. Среднее Поволжье, нижнесызранская свита, нижний палеоцен; *3* — *Sh. simbirskiana* (Pant.) Gles. Среднее Поволжье, нижнесызранская свита, нижний палеоцен; *4* — *Sh. aff. castellata* (West) Gles. Западно-Сибирская низменность, люлинворская свита, верхний эоцен; *5* — *Sh. lahusenii* (Pant.) Gles. Приазовье, киевская свита, верхний эоцен.[1]
1—5 — ×900.

[1] Микрофотографии выполнены во ВСЕГЕИ фотографами М. К. Петровым и А. Л. Тарноруцким.

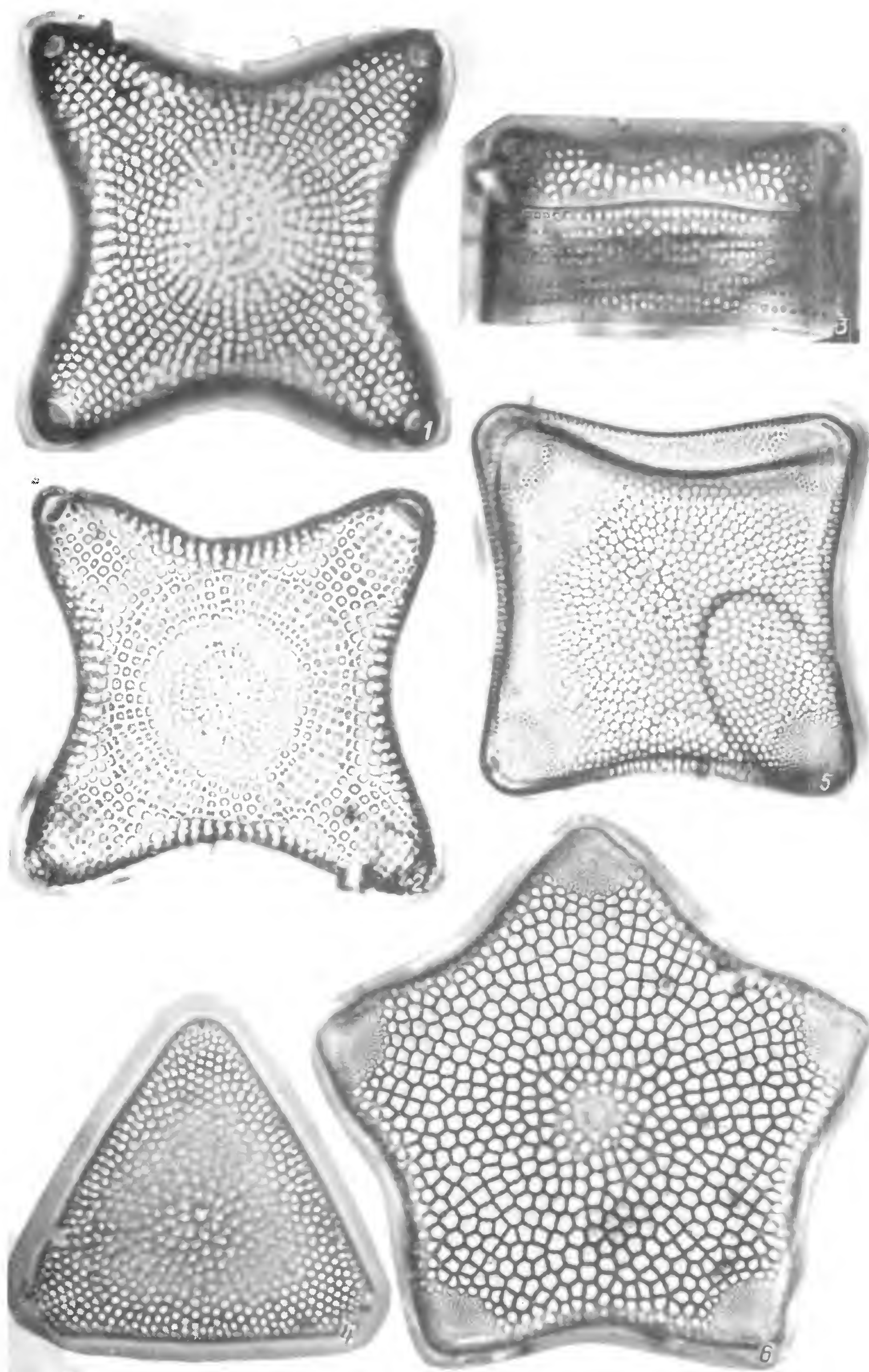


Таблица II

1—3 — *Amphitetras antediluviana* Ehr.: *1—2* — вид со створки в различном фокусе, *3* — вид с пояска, Неаполитанский залив, современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 146); *4* — *Pseudotriceratium chenevieri* (Meist.) Gles., Западно-Сибирская низменность, люлинворская свита, верхний эоцен; *5* — *Trigonium arcticum* Cl. Современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 149); *6* — *T. formosum* (Brightw.) Mann var. *pentagona*. Экваториальная часть Тихого океана, современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 165). *1—3*, *5* — ×540; *4* — ×900.

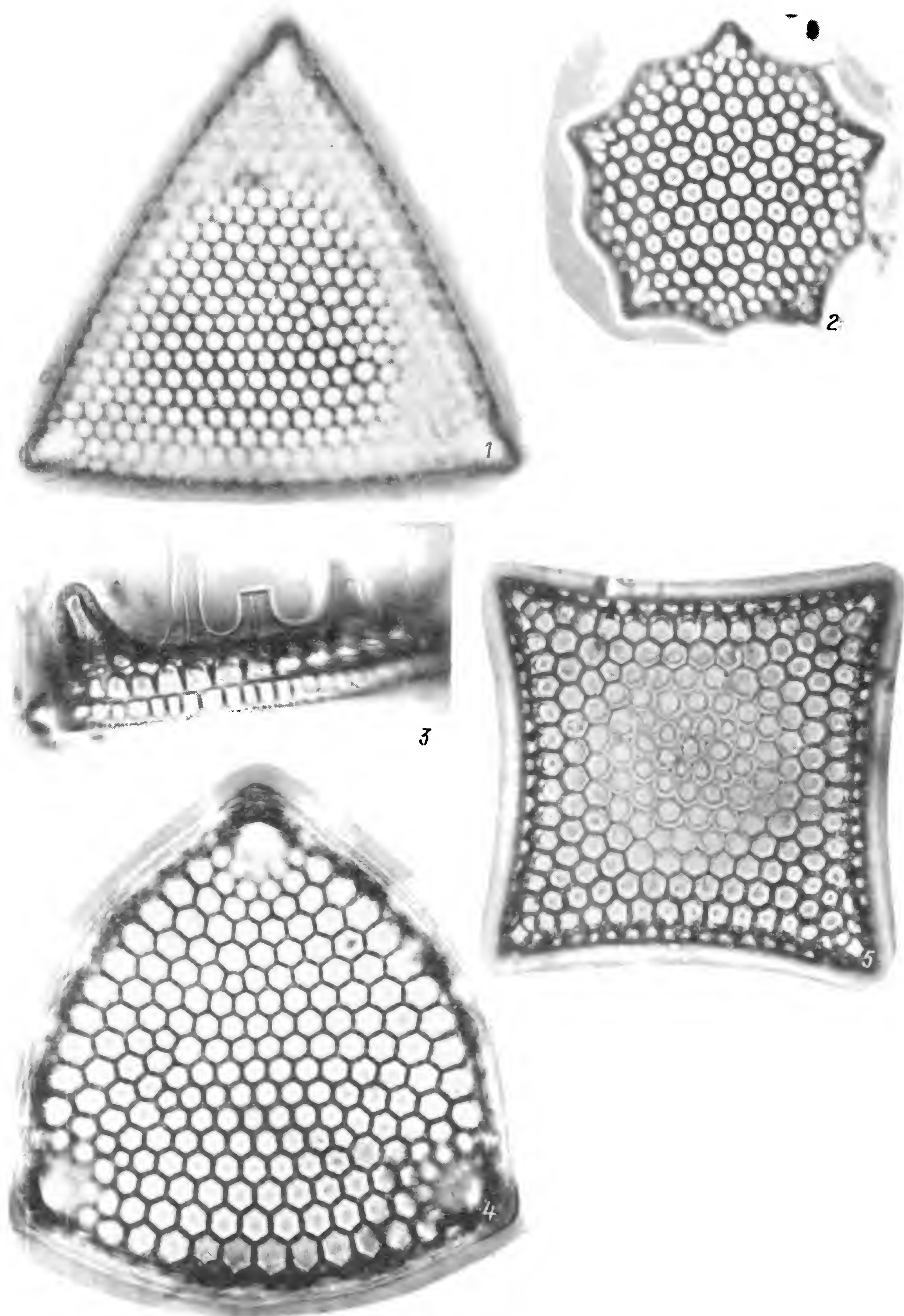


Таблица III

1 — *Triceratium favus* Ehr. Северное море, современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 135); *2* — *T. campechianum* Grun. Залив Кампече, современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 159); *3*, *4* — *T. roberstianum* Grev.: *3* — вид с пояска, *4* — вид со створки. у берегов о. Мадагаскар, современный (из коллекций Eh. Thum, Leipzig, № 171); *5* — *T. rivale* A. S. Японское море, современный (из коллекции E. Thum, Leipzig, № 147). *1*—*5* — ×540.

Vol. LX *№ 9*

September, 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

V. M. Shmidt. The comparison of systematic structures of floras of Hokkaido, Sakhalin, Kamchatka, Kuril, Commander and Aleutian Islands 1225
V. S. Ipatov, T. N. Tarchova. Quantitative analysis of the coenotic effects in trees' distribution on the territory 1237
T. K. Yurkovskaya. Plant cover geography of types of mire complexes in the European part of the U.S.S.R. 1251
N. G. Rytova. The rate and the duration of leaf growth in *Phleum pratense* L. (some aspects of grass morphogenesis). 1265
A. S. Dariev. Comparative anatomical investigation of the tribe *Hibisceae*. VII—X. Structure of leaf and spermoderm in species of *Kydia* Roxb., *Julostylis* Thwait., *Dicellostyles* Benth. and *Decaschistia* Wight. (*Malvaceae*) 1278
I. M. Balonov, G. V. Kuzmin. Electron microscopic study of the species of the genus *Mallomonas* Perty from the reservoirs of the Volga cascade. II. Series *Planae* Harris et Bradley 1289

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1297

N. A. Toropova. The usage of quantitative indices in isolating age states in rhizomatous grasses. (1297).

REPORTS 1304

S. I. Gleser. To the revision of the genus *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 (*Bacillariophyta*). (1304). — **O. I. Sumina.** Vegatation of the baydzherakhs of the Kotelny Island (New Siberian Islands). (1311). — **A. L. Zhukova, A. E. Katenin.** Some new data on the *Hepaticae* of Chukotka peninsula. (1319). — **V. M. Khanminchun.** Communities of *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring in Southern Tuva. (1325) — **A. V. Buyak.** On the factors, determinating the accertion of wood in *Sphagnum-Vaccinium* spruce forests. (Piceetum sphagnoso-myrtillosum). (1327). — **N. E. Kosichenko, S. A. Petrov.** Anatomical and physiological peculiarities of leaves of chimerical poplar Kazakhstansky-272 and grafting components. (1331). — **F. Z. Glebov, L. S. Toleiko.** On the biological productivity of mire forests, forest formation and mire formation processes. (1336). — **F. Ya. Levina.** Once more on the type of mire vegetation. (1347).— **Yu. V. Titov.** Investigation of the effect of the group. I. Seasonal dynamics of seed germination rate and radicle growth in *Vicia sativa* L. being grown individually and in groups. (1351).

REVIEWS 1361

M. I. Kotov. (A review). Flora of the European part of the U.S.S.R. Vol. I. *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*, *Magnoliophyta*. 1974. (1361). — **E. A. Boichenko, T. M. Udelnova, L. N. Zakharova.** *M. Ya. Shkolnik.* Microelements in the life of plants. 1974. (1363). — **I. I. Roldugin.** *I. D. Jurkevitch*, *D. S. Golod*, *V. I. Parfyonov.* Types and associations of spruce forests (based on investigation in B.S.S.R.) 1971. (1364.) — **B. M. Mirkin.** *R. P. McIntosh.* Plant ecology, 1947—1972. (1974). (1366). — **N. S. Snigirevskaya, A. A. Tkachenko,** *J. Ohnsorge*, *R. Holm.* Rasterelektronenmikroskopie. Eine Einfuhrung für Mediziner und Biologen. Scanning electron microskopy. An introductcion for Physicians and Biologists. 1973. (1369).

ANNIVERSARIES 1371

I. A. Gubanov, E. M. Lavrenko, V. N. Tikhomirov. To the 70th birthday of Tikhon Aleksandrovich Rabotnov. (1371).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. М. Шмидт. Сравнение систематической структуры флор Хоккайдо, Сахалина, Камчатки, Курильских, Командорских и Алеутских островов 1225
В. С. Ипатов, Т. Н. Тархова. Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории 1237
Т. К. Юрковская. География растительного покрова типов болотных массивов европейской части СССР 1251
Н. Г. Рытова. Скорость и продолжительность роста листьев у *Phleum pratense* L. (некоторые аспекты морфогенеза злаков) 1265
А. С. Дариев. Сравнительно-анатомическое исследование трибы *Hibisceae*. VII—X. Строение листа и спермодермы у видов *Kydia* Roxb., *Julostylis* Thwaites, *Dicellostyles* Benth., *Decaschistia* Wight. (*Malvaceae*) 1278
И. М. Балонов, Г. В. Кузьмин. Электронно-микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas* Perty (*Chrysophyta*) из водохранилищ волжского каскада. II. Series *Planae* Harris et Bradley 1289

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1297

Н. А. Торопова. Применение количественных показателей при выделении возрастных состояний у длиннокорневищных растений. (1297).

СООБЩЕНИЯ 1304

З. И. Глезер. К ревизии рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 (*Bacillariophyta*). (1304). — **О. И. Сумина.** Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). (1311). — **А. Л. Жукова, А. Е. Катенин.** К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова. (1319). — **В. М. Ханминчун.** Сообщества *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring в Южной Туве. (1325). — **А. В. Буяк.** О факторах, определяющих прирост древесины в ельниках сфагново-черничных (Piceetum sphagnoso-myrtillosum). (1327). — **Н. Е. Косиченко, С. А. Петров.** Анатомические и физиологические особенности листьев химерного тополя Казахстанский-272 и компонентов прививки. (1331). — **Ф. З. Глебов, Л. С. Толейко.** О биологической продуктивности болотных лесов, лесообразовательном и болотообразовательном процессах. (1336). — **Ф. Я. Левина.** Еще раз о типе болотной растительности. (1347). — **Ю. В. Титов.** Исследование эффекта группы. I. Сезонная динамика скорости прорастания семян и роста первичного корешка *Vicia sativa* L. при одиночном и групповом произрастании. (1351).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1361

М. И. Котов. (Рецензия). Флора европейской части СССР, т. I. Плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные, голосеменные, покрытосеменные. 1974 (1361). — **Е. А. Бойченко, Т. М. Удельнова, Л. Н. Захарова.** *М. Я. Школьник.* Микроэлементы в жизни растений. 1974. (1363). — **И. И. Ролдугин.** *И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов.* Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). 1971. (1364). — **Б. М. Миркин.** *Р. П. Макинтош.* Экология растений, 1947—1972 (1974). (1366). — **Н. С. Снигиревская, А. А. Ткаченко.** *Дж. Онзорге, Р. Хольм.* Сканирующая электронная микроскопия. Введение для медиков и биологов. 1973. (1369).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1371

И. А. Губанов, Е. М. Лавренко, В. Н. Тихомиров. К 70-летию Тихона Александровича Работнова. (1371).